HISTORIA GLACIAL DE DOS CONIFERAS MILENARIAS: EL ALERCE Y EL CIPRES DE LAS GUAITECAS

Carolina Villagrán y Fidel Roig
con fotografías de Rodrigo Casanova

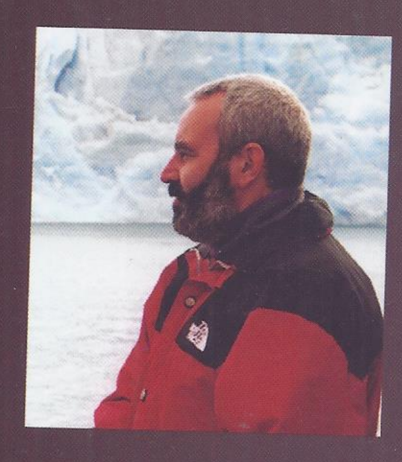


Corporación Nacional Forestal
Región de Los Lagos



CAROLINA VILLAGRÁN MORAGA

Carolina Villagrán se formó como bióloga en la Universidad de Chile, en la sede de Valparaíso, bajo la inspiradora enseñanza del profesor Parmenio Yánez Andrade. Se interesó desde temprano en la botánica, después de haber sido maravillada por la diversidad de las flores del Desierto de Atacama, en los tiempos en que las Universidades realizaban salidas a terreno para conocer la naturaleza de Chile con sus alumnos más jóvenes. Fue ayudante de la Cátedra de Botánica en la Universidad de Chile por varios años, contribuyendo a la formación de numerosos investigadores y profesores actuales. Sus primeros pasos en la ciencia de las plantas los dedicó al estudio de los helechos y los bosques pantanosos de Chile central. Se graduó como profesora de biología el año 1966. En 1978 obtuvo su grado de Dr. rer. nat. en la Universidad Georg - August de Göttingen, Alemania, en un tema sobre la historia holocénica de la vegetación del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, bajo la tutoría de los Profesores Hans Jürgen Beug, en polen, y Heinz Ellenberg, en fitosociología. Regresó a Chile ese mismo año, incorporándose como Profesora a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile de Santiago. Allí constituyó el grupo de botánica en el área de sistemática y ecología vegetal. Como investigadora de este grupo, contribuyó en forma significativa al conocimiento de la fitogeografía andina y realizó importantes estudios etnobotánicos en el norte grande. Otros aportes durante este mismo período han sido estudios biogeográficos de los relictos de olivillos en Fray Jorge, Talinay y Santa Inés. En 1981 inició sus investigaciones botánicas y palinológicas en Chiloé, que han abarcado desde el océano Pacífico hasta las cumbres andinas, incluyendo la exploración de numerosas islas y archipiélagos colindantes con la Isla Grande de Chiloé. Sus investigaciones, documentadas en numerosas publicaciones de revistas científicas nacionales e internacionales, han contribuido a la reconstrucción del clima y vegetación del sur de Chile durante el último período glacial y el Holoceno, a través de dedicados análisis palinológicos en toda la isla de Chiloé y otras zonas de la región. Desde 1986 imparte el curso de "Biogeografía de Chile" en la Facultad de Ciencias, junto al Dr. Juan Armesto. Durante su carrera académica ha formado numerosos estudiantes de pre- y postgrado.



FIDEL ALEJANDRO ROIG JUÑENT

Fidel A. Roig Juñent egresó como Ingeniero Agrónomo de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo, Argentina, en 1984. Siendo alumno se interesó por la investigación, en particular por la ecología forestal, bajo la guía de reconocidos maestros, entre ellos su padre, el botánico F.A. Roig. En 1984 ingresó al Departamento de Dendrocronología e Historia Ambiental del Instituto Argentino de Nivología y Glaciología (CONICET), primero como becario y luego como Investigador de carrera, cargo que desempeña en la actualidad. Inició sus estudios dendrocronológicos en plantas arbustivas de la cordillera andina y de la estepa patagónica y luego fue progresivamente incursionando en árboles de Patagonia y de los trópicos de Bolivia, México y Brasil. Desarrolló las primeras cronologías de anillos de crecimiento para la Isla de Chiloé, generando reconstrucciones climáticas en base a los anillos del Ciprés de las Guaitecas. En 1992 el CONICET le otorgó una beca para realizar estudios dendrocronológicos en el Swiss Federal Institute of Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf, Suiza, especializándose en el análisis del crecimiento de los bosques de alerce, tanto del sector argentino como chileno. Su formación doctoral fue realizada bajo la tutela de los profesores Fritz H. Schweingruber (WSL y Universidad Basel) y Dieter Eckstein (Universidad Hamburgo) obteniendo en 1996 el título de Doctor en Filosofía y Ciencias Naturales en la Universidad de Basilea, Suiza. La anatomía de las maderas ha sido también de su particular interés. Muchos años de paciente actividad han resultado en una valiosa colección de maderas y en el desarrollo de un laboratorio dedicado al procesamiento de las muestras y estudio de las estructuras microscópicas de las maderas. En esta actividad, mucho influyeron las enseñanzas y consejos de la Profesora Elena Ancibor, reconocida anatomista vegetal de la Universidad de Buenos Aires. En los últimos años ha impulsado diversos estudios sobre isótopos en maderas de árboles patagónicos como indicadores de variabilidad paleoclimática, habiendo sido para ello designado Investigador Visitante del Departamento de Química y Dinámica de la Geósfera, del Research Center Jülich, Alemania. Como Investigador de CONICET y docente en el Instituto Forestal de la Universidad Nacional de Cuyo es guía de estudiantes de grado y postgrado en temáticas concernientes a la paleoclimatología, ecología forestal y estructura de las maderas.

HISTORIA GLACIAL DE DOS CONÍFERAS MILENARIAS DEL SUR DE SUDAMÉRICA: EL ALERCE *(Fitzroya cupressoides)* Y EL CIPRÉS DE LAS GUAITECAS *(Pilgerodendron uviferum).*

Carolina Villagrán[1] y Fidel A. Roig[2]

Con Fotografías de Rodrigo Casanova y de los autores.

[1]Laboratorio de Palinología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

[2]Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental, IANIGLA-CONICET, CC 330, Mendoza (5500), Argentina.

PRÓLOGO

Estamos acostumbrados a comprender la dinámica de un bosque como el resultado de la acción gradual de un conjunto de factores ecológicos asociados a condiciones y procesos sucesionales actuales, acotados dentro de un espacio determinado; sin embargo, de tanto en tanto surge un hecho insólito, "el pulgar del Panda" como lo denominara el paleontólogo Stephen Jay Gould, en que a través de una singularidad en la distribución de un organismo, por ejemplo un fósil, obtenemos evidencias de escenarios pasados muy distintos a los que actualmente podemos observar.

Recién entonces empezamos a deducir, que superpuestos a los cambios que observamos en la actualidad, existen cambios históricos a otras escalas temporales y espaciales relacionados a períodos que determinan el escenario natural que hoy día poseemos.

Así la composición y la distribución actual de los bosques del sur de Chile son expresión de profundas transformaciones experimentadas en respuesta a los abruptos y discontinuos cambios que caracterizaron el último período geológico del cuaternario, donde los ciclos glaciares–interglaciares fueron el fenómeno más importante de este largo período.

Para la Corporación Nacional Forestal, Región de Los Lagos, es una distinción contribuir a la difusión de este valioso documento *"Historia Glacial de dos Coníferas Milenarias: el Alerce y el Ciprés de las Guaitecas"*, que ilustra profusamente este proceso evolutivo, mediante el testimonio que constituyen los depósitos con troncos subfósiles de coníferas en la costa interior del mar de Chiloé. Estos depósitos son un testimonio de la antigua distribución de los bosques del sur de Chile, cuando el ambiente en el transcurso de la última glaciación era más lluvioso y frío.

CONAF espera que esta publicación contribuya a incentivar a las autoridades y a la comunidad en general, acerca de la necesidad de conservar y proteger estas importantes evidencias de sitios con troncos subfósiles de alerce y ciprés de las Guaitecas, que constituyen un verdadero archivo de la historia de nuestros bosques.

Agradecemos a la Dra. Carolina Villagrán y a su coautor Sr. Fidel Roig, por facilitarnos este valioso material para su difusión, el cual conlleva años de investigaciones, y así ponerlo a disposición de todos los interesados en el tema, ya que por estar escrito en forma amena y sencilla, nos enseña a todos el valor de aquello que por milenios permaneció oculto y sale a la luz para revelarse como sitios y lugares donde se encuentra plasmado el pasado y se pueden descubrir las claves del presente de nuestra fascinante naturaleza.

Carlos Weber Bonte
Director Ejecutivo
Corporación Nacional Forestal

INDICE

RESUMEN

El tema central de esta publicación lo constituye la discusión de las evidencias paleoclimáticas procedentes de los hallazgos de ocho depósitos con troncos subfósiles de dos Coníferas milenarias del Cono Sur, el lahual o alerce (*Fitzroya cupressoides*) y el lahuan o ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum*). Los hallazgos, *in situ* y en perfecto estado de conservación, se sitúan en el Seno de Reloncaví y costas oriental y norte de la Isla Grande de Chiloé.

Los resultados preliminares obtenidos del examen de las secuencias estratigráficas, del polen fósil contenido en los sedimentos y de los anillos de crecimiento de los troncos de ambas Coníferas ponen de manifiesto la antigua existencia de comunidades de bosques dominados por *Nothofagus* (coihues) y Gimnospermas en un amplio rango geográfico de la Depresión Intermedia de la Región de Los Lagos, durante el último ciclo glacial-interglacial del Cuaternario (últimos 120,000 años AP., años antes del presente,). Los indicadores paleoclimáticos examinados indican un ambiente pantanoso, subaéreo, en alternancia con episodios lacustres, bajo condiciones climáticas lluviosas. Es probable que parte del área hacia el este de la costa oriental de la Isla de Chiloé, ahora ocupada por un mar interior, fuese tierra emergida poblada también por Alerzales y Cipresales, escenario congruente con los notables descensos que experimentó el mar durante la última glaciación. El fechado radiocarbónico de los troncos permite definir el lapso entre 36,000 y 50,000 años AP. como el más probable para el desarrollo óptimo de la comunidad con Coníferas, período caracterizado por varios episodios de retroceso relativo de glaciares, asociados a condiciones relativamente cálidas de la última glaciación (Glaciación Llanquihue), en contraste con el paisaje dominado por vegetación herbácea de tundras imperante después de 30,000 años, en el pleniglacial.

Durante el Tardiglacial (14,000-10,000 años AP.), en las áreas bajas de Llanquihue y Chiloé habría expandido el bosque Nordpatagónico de dosel cerrado. El bosque Valdiviano, que ocupa actualmente estos sitios, habría arribado a la región a inicios del Holoceno (desde 10,000 años AP.). Paralelamente, habría ocurrido la colonización de las cimas de la Cordilleras de la Costa y de los Andes por las comunidades modernas de tundras Magallánicas y de bosques dominados por Coníferas, adquiriendo así ambas comunidades vegetales su característica distribución actual, discontinua y montañosa. Esta dinámica vegetal propuesta para el último ciclo glacial, sobre la base de los hallazgos fosilíferos discutidos, abre interesantes perspectivas a la investigación biogeográfica relacionada con el clima y paleodistribución de los bosques templado-lluviosos del Cono Sur durante las glaciaciones, además de proporcionar datos significativos para una apropiada conservación de la diversidad genética de su biota.

1. LEYENDAS DE LAS LÁMINAS.

Lámina I: 1. Alerce o lahual (*Fitzroya cupressoides*) y sus asociadas características: taique, *Desfontainia spinosa*; coicopihue, *Philesia magellanica*; y estrellita, *Asteranthera ovata*. 2. Detalle de la ramita y cono masculino del Ciprés de las Guaitecas o lahuan (*Pilgerodendron uviferum*).

Lámina II: 1. Distribución altitudinal de las formaciones de bosques templado-lluviosos del sur de Sudamérica y sus principales asociaciones florísticas, a lo largo de un transecto este-oeste a la latitud de la Cordillera de Sarao, Lago Llanquihue y Parque Nacional Vicente Pérez Rosales. Se destaca la distribución discontinua del alerce en las cimas de las Cordilleras de la Costa y Andes (extraído de Villagrán *et al*.. 1993). 2. Distribución del alerce en Chile y Argentina. El tamaño de las áreas negras es concordante con el tamaño de las poblaciones (extraído de Villagrán *et al*.. 1998). 3. y 4. Alerce costero, Cordillera de Piuchué, Chiloé insular. 5. Alerce andino, glaciares de Hornopirén, Chiloé Continental.

Lámina III: 1. Guirnalda de lagos de la Región de Los Lagos del sur de Chile, y Argentina adyacente, indicando con su distribución la zona cubierta por glaciares andinos durante la última glaciación (extraído de Thomasson 1963). 2. Estimaciones de las temperaturas superficiales del océano (reconstruídas sobre la base de isótopos de Foraminíferos del Atlántico Norte) durante el último ciclo glacial – interglacial, y su correspondencia con los estadios isotópicos 1 a 5 y con los períodos climáticos. En azul las Terminaciones I y II (modificado de Bradley 1985). 3. Ciclos glaciales durante los últimos 1,6 millones de años, inferidos del registro de isótopos de oxígeno en Foraminíferos de testigos de sedimentos oceánicos del Atlántico ecuatorial. En el borde superior se numeran los 23 estadios isotópicos establecidos para el registro (modificado de Bradley 1985). 4. Extensión del hielo continental actual (en negro) y el estimado (en celeste) para el máximo de la última glaciación (Neo-Llanquihue o Llanquihue tardío) en los Andes de Sudamérica (extraído de Hollin & Schilling 1981). 5. Límite altitudinal de los procesos periglaciales (soliflucción) a lo largo de la Cordillera de la Costa de Chile durante la última glaciación (línea roja). En celeste, áreas que mantuvieron los suelos y la vegetación (extraído de Veit & Garleff 1995).

Lámina IV: Situación geográfica de los hallazgos de troncos subfósiles de alerce y ciprés de las Guaitecas en la Región de Los Lagos del sur de Chile.

Lámina V: Troncos subfósiles de alerce en Playa Pelluco, Seno de Reloncaví, Llanquihue.

Lámina VI: Troncos subfósiles de alerce en Isla Tenglo, Seno de Reloncaví, Llanquihue.

Lámina VII: Aspecto del acantilado de Punta Pirquén y de la playa con troncos sub-fósiles de alerce y ciprés de las Guaitecas, entre Puntas Pirquén y Choen, costa oriental de la Isla de Chiloé.

Lámina VIII: Depósitos fosilíferos de Punta Pirquén, costa oriental de la Isla de Chiloé, mostrando la capa orgánica con troncos de alerce y ciprés de las Guaitecas incluídos, estudiada en este trabajo.

Lámina IX : Troncos subfósiles de ciprés de las Guaitecas, en la playa entre Puntas Pirquén y Choen.

Lámina X: Playa entre Puntas Pirquén y Choen, costa oriental de la Isla de Chiloé. Depósitos con troncos subfósiles de alerce y ciprés de las Guaitecas que subyacen a la capa orgánica estudiada en este trabajo.

Lámina XI: 1- 2. Troncos subfósiles de alerce en la playa de Punta Detico, Golfo de Compu, Isla de Chiloé. 3-4. Capas orgánicas con abundante madera compactada en Bahía Detico, por sobre las secuencias con troncos. 5-6. Lajas grises (ritmitas lacustres), constituídas por varves anuales, que sobreyacen a las capas orgánicas mostradas en 3 y 4. 7-9. Desembocadura del Río Aituy, costa oriental de la Isla de Chiloé, con troncos subfósiles de alerce.

Lámina XII: Aspecto del río y acantilado de Punta Pihuío y de la playa Playa Chumeco, costa norte de la Isla de Chiloé, con troncos subfósiles de alerce y ciprés de las Guaitecas.

Lámina XIII: Troncos de alerce de Punta Pihuío aún incluidos en la matriz de limos orgánicos, algunos arrastrados por las mareas hasta Playa Chumeco.

Lámina XIV: Las distintas capas orgánicas con troncos y madera (indicadas con flechas), insertadas entre ritmitas palustres y arcillas marinas en el acantilado de Punta Pihuío, costa norte de la Isla de Chiloé.

Lámina XV: 1-2. Depósitos marinos con coquinas en Punta Pihuío. 3. *Balanus* sp. 4-5. *Turritella cingulata.* 6-8 *Acanthina crassilabrum.*

Lámina XVI: 1-2. Anillos de crecimiento en cortes transversales de alerce (1) y ciprés de las Guaitecas (2). Los anillos son lo suficientemente demarcados como para reconocerlos y efectuar mediciones de sus anchos. 3. Cronología de variaciones en el ancho de los anillos para Pelluco donde se observan las variaciones anuales, decádicas y centenarias del crecimiento. Estas variaciones han sido estudiadas en detalle mediante metodologías estadísticas especiales, de tal modo que se han podido determinar las características oscilatorias del crecimiento. 4. Comparación de las frecuencias en las oscilaciones del crecimiento, tanto de árboles subfósiles de Pelluco (A), como de los árboles que actualmente crecen en cimas de cerros andinos y de la Cordillera de la Costa (B). Las similitudes en ambos espectros de frecuencia nos permitiría indicar que algunos componentes del clima habrían sido similares entre la actualidad y los interestadiales de la última glaciación.

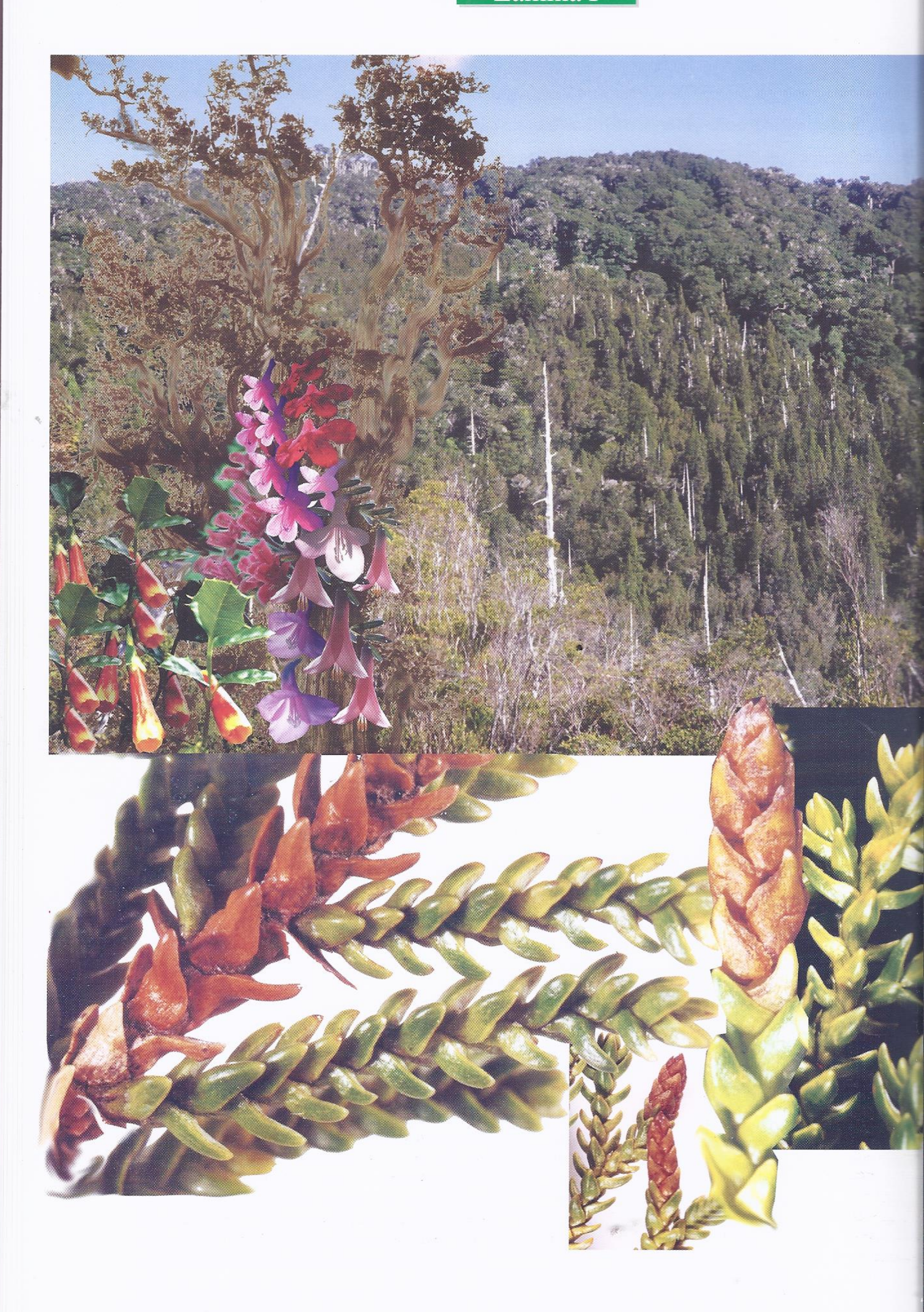
Lámina XVII: 1-4. Aspecto de los troncos de alerce y ciprés de las Guaitecas y estratigrafía de la secuencia estudiada de Punta Pirquén, destacando con rojo el nivel con análisis de polen. 5-7. Aspecto de los troncos de alerce y estratigrafía de la secuencia Isla Tenglo, destacando con rojo el nivel con análisis de polen. 8. Corte de camino junto a la Ruta 5, en la localidad de Molulco, Golfo de Compu, mostrando la capa orgánica analizada polínicamente (corchete rojo), intercalada entre morrenas y con un tronco de alerce en su base, señalado con flecha amarilla.

Lámina XVIII: Espectros polínicos de las secuencias Pirquén, Molulco y Tenglo. 1- 2. Polen de *Fitzroya cupressoides*. 3. Polen de *Pilgerodendron uviferum*. 4. Polen de *Saxegothaea conspicua*. 5-6. Polen de *Podocarpus nubigena*. 7. Polen de *Nothofagus pumilio* (ejemplo del tipo *dombeyi*). 8. Polen de *Nothofagus alpina* (ejemplo del tipo *obliqua*). 9. Polen de *Tepualia stipularis* (ejemplo del polen de la Familia Mirtáceas).

Lámina XIX: 1. Diagrama de polen de la turbera Río Negro, 22 km al sur de Ancud y junto a la ruta 5, Isla de Chiloé. El recuadro rosado destaca la vegetación pleniglacial: con azul los indicadores arbóreos, con amarillo las hierbas y con celeste los indicadores de tundras subantáricas (extraído de Villagrán 1988). 2. Aspecto de las tundras actuales de las cimas de la Cordillera de Piuchué. 3. Espora de *Huperzia fuegiana* (= *H. selago* en el diagrama). 4. Polen de *Lepidothamnus fonckii*. 5. Polen de *Astelia pumila*. 6. Aspecto y conos masculinos de la conífera enana *Lepidothamnus fonckii*. 7. Flores de *Donatia fascicularis*. 8. Follaje y flores masculinas del coihue de Magallanes, *Nothofagus betuloides*. 9. Modelo de la dinámica histórica de la vegetación de la región templada de Chile durante el último ciclo glacial-postglacial. Con el símbolo del alerce, en negro, se destacan los cambios altitudinales de las *Coníferas* (extraído de Villagrán 2001).

Lámina XX: 1. Descensos del nivel del mar estimados para la última glaciación, de acuerdo a isótopos de oxígeno en Foraminíferos bentónicos y planctónicos, en registros marinos a ambos lados de la Cuenca Pacífica (extraído de Denton *et al.*. 1999) 2. Distribución de los depósitos de la Glaciación Llanquihue en el norte y centro de la Isla Grande de Chiloé. En el recuadro de la izquierda se delimitan con contornos punteados las áreas de poca profundidad del mar (< de 100 m) y que podrían haber estado emergidas durante la última glaciación (Heusser 1990). Con círculos negros se muestran las localidades con secuencias de lajas laminadas (ritmitas) asociadas a los depósitos con troncos.

3. Distribución actual (en amarillo) y paleodistribución (en gris) estimada para el alerce en los sitios de baja altitud de la Región de Los Lagos, de acuerdo a las evidencias paleobotánicas presentadas.
4. Dendrograma mostrando las relaciones genéticas entre las poblaciones actuales de alerce, de acuerdo a estudios moleculares (extraído de Alnutt *et al.* 1999).



2. CONÍFERAS MILENARIAS: EL ALERCE Y EL CIPRÉS DE LAS GUAITECAS.

La composición florística, estructura y patrones de distribución actuales de los bosques templado-lluviosos del sur de Sudamérica están estrechamente vinculados a las transformaciones que experimentó el clima durante las repetidas glaciaciones en el Pleistoceno[1], es decir, durante los últimos dos millones de años de la historia geológica de la tierra. Así por ejemplo, esta herencia glacial se manifiesta en notables discontinuidades (disyunciones[2]) de la distribución geográfica de una serie de especies y comunidades vegetales, las cuales actualmente conforman "islas" en las más altas cimas de la Cordillera de la Costa de Chile, reapareciendo en la Cordillera de los Andes de Chile y Argentina y exhibiendo notables hiatos distribucionales en altitudes montañosas bajas y en la Depresión Intermedia de Chile.

Un ejemplo de distribuciones discontinuas es el de todas las especies de Coníferas de los bosques subantárticos, con "islas" en las cimas de los cerros costeros entre los paralelos 37° y 43° S, y una distribución principal andina (Villagrán *et al.*. 1998). Por ejemplo, *Araucaria araucana* (pehuén), exhibe dos núcleos poblacionales discontinuos: en la Cordillera de Nahuelbuta, en torno a las latitudes 37° 30' S y 38° 30' S, y en la Cordillera de los Andes, entre 37° 24' S y 40° 03' S. La misma discontinuidad la exhibe *Fitzroya cupressoides* (alerce), con poblaciones relativamente extensas, distribuidas discontinuamente, en las cimas más altas de la Cordillera de la Costa, desde Cordillera Pelada (40° S) hasta la Cordillera de Piuchué en Chiloé (42°30' S); en los Andes chilenos, entre 40° 30'S hasta 42° 40' S. En los Andes argentinos, entre 40° 58'S hasta 42° 45'S (Premoli *et al.* 2000). *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la Cordillera), exhibe también poblaciones reducidas en la Cordillera de la Costa, en Nahuelbuta, entre 37° 10' y 37° 50' S y una amplia distribución en los Andes mediterráneo-templados, entre 32° 39' S y 43° 35' S. Una pequeña población de *Prumnopitys andina* (lleuque) se presenta en la Cordillera de Nahuelbuta, a la latitud 37° 50' S, y varias otras poblaciones andinas entre 35° 54' S y 39° 25' S. Otras Coníferas chilenas, tales como *Podocarpus nubigena* (mañío macho), *Saxegothaea conspicua* (mañío hembra), *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las Guaitecas),

---

[1] El Pleistoceno es una época del período geológico llamado Cuaternario, después del Plioceno (el último período del Terciario) y antes del Holoceno (el período en que vivimos, los últimos 10,000 años). Sinónimos de Pleistoceno son edad glacial, época glacial o edad del hielo.

[2] Disyunción: hiato en el rango de distribución de un taxa, más allá de la capacidad de dispersión de sus unidades reproductivas (esporas, polen o semillas).

Lepidothamnus fonckii (ciprés enano), como asimismo especies leñosas de Angiospermas de los géneros *Maytenus, Drimys, Schinus* y *Lomatia*, presentan el mismo patrón discontinuo de distribución entre ambas cordilleras. También las comunidades de "Campañas" o Tundras Magallánicas[3] de estas mismas cimas costeras exhiben su distribución principal en la costa Pacífica, al sur de 48° S, con vanguardias discontinuas en las cimas más altas de la Cordillera de la Costa (entre 37° y 43° S), disyuntas de las poblaciones andinas de Hornopirén, en Chiloé continental, alrededor de los 42° S.

¿Cómo y cuándo se produjeron las discontinuidades en la distribución altitudinal y latitudinal, de las Coníferas y de las Tundras Magallánicas? Si las glaciaciones afectaron el territorio al sur de 43° S, además de los Andes y las cumbres de la Cordillera de la Costa de la Región de Los Lagos ¿dónde se refugiaron los componentes de estas formaciones vegetales durante las edades glaciales del Pleistoceno? De acuerdo al naturalista Charles Darwin (1859), las poblaciones actualmente aisladas en cimas de cerros del Hemisferio Norte pueden ser interpretadas como descendientes de las poblaciones glaciales que ocuparon los sitios de menor altitud y latitudes más bajas, durante el avance de los hielos. Considerando la extensión latitudinal del territorio chileno, y la presencia de dos cordones montañosos paralelos que lo recorren en su integridad, es probable esperar desplazamientos similares de las floras actualmente montañosas, las cuales fueron las más afectadas por el desarrollo de glaciares y los descensos asociados de las temperaturas. Subsecuentemente, los movimientos en sentido inverso se producirían durante los interglaciales, es decir, los períodos entre dos glaciaciones sucesivas, como el que actualmente experimentamos.

Las evidencias paleobotánicas, que constituyen el tema central de esta publicación, sustentan la hipótesis Darwiniana para explicar la distribución discontinua de dos Coníferas milenarias del Cono Sur, el lahual o alerce (*Fitzroya cupressoides*) y el lahuan o ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum*). Así, para la última edad glacial, se han citado hallazgos de troncos de alerce bajo 8 mts de depósitos glacio-fluviales en la Depresión Intermedia de Osorno (Schmithüsen 1960). Nishida (1975) cita troncos de alerce en condiciones similares para la ruta de acceso a Puerto Varas, fechados en 27,250 ^{14}C [4] años AP [5]. Para el máximo glacial, tardiglacial y postglacial existe también un abundante registro polínico de *Fitzroya/Pilgerodendron*[6] en los sitios bajos de Chiloé y Región de Los Lagos (Villagrán *et al.* 1998).

---

[3] El complejo de tundras magallánicas o "Campañas" corresponde a un mosaico vegetacional abierto que domina las cimas de la Cordillera de la Costa de la Región de Los Lagos y la franja Pacífica de la Región de los Canales y está estructurado por turberas, pastizales, vegetación palustre y acuática y tundras constituidas por cojines duros de *Donatia fascicularis, Astelia pumila, Gaimardia australis, Tapeinia pumila, Oreobolus obtusangulus, Gaultheria antarctica*, entre otras.

[4] ^{14}C, indica fechados realizados con el isótopo radiactivo del Carbono, el método tradicional para obtener fechas de materiales orgánicos menores a 50,000 años antes del presente.

[5] AP. Significa años antes del presente (por convención, el presente es 1950).

[6] Con microscopía óptica es imposible discriminar entre el polen del alerce y ciprés de las Guaitecas. Ambas Coníferas poseen granos esferoidales, inaperturados y de tamaños y estructura equivalentes.

Sin embargo, uno de los primeros hallazgos paleobotánicos que atestigua la antigua presencia del taxon en sitios bajos de la Región de Los Lagos, corresponde a troncos subfósiles de alerce, *in situ* y en perfecto estado de conservación, en Playa Pelluco, 6 km. al SE de Puerto Montt (Klohn 1976). De acuerdo al autor del hallazgo, los troncos de alerce de Pelluco, de más de un metro de diámetro, fechados entre 42.600 y >45.600 ^{14}C años AP., quedaron expuestos en la playa como consecuencia de los cambios tectónicos determinados por el sismo de 1960. En los últimos dos años, investigadores chilenos y argentinos han prospectado la costa oriental de la Isla Grande de Chiloé, islas adyacentes y Seno de Reloncaví, localizando siete nuevos sitios con troncos subfósiles de alerce y ciprés de las Guaitecas (además del polen de otras tres Coníferas, los mañíos macho y hembra y el ciprés enano), con edades y condiciones de deposición similares a las de los troncos de playa Pelluco.

Estos registros ponen de manifiesto la antigua existencia de comunidades de bosques de Coníferas en un amplio rango geográfico de la Depresión Intermedia de la Región de Los Lagos y abren interesantes perspectivas a la investigación biogeográfica relacionada con el clima y paleodistribución de los bosques australes durante las glaciaciones, además de proporcionar datos significativos para una apropiada conservación de la diversidad genética de su biota. Esta publicación tiene como propósito informar a la comunidad científica, autoridades encargadas de la conservación y público en general sobre algunos de los resultados preliminares obtenidos del exámen de la estratigrafía, polen y de los anillos de crecimiento en estos notables depósitos fosilíferos con Coníferas.

2.1. Relevancia biológica y cultural.

Ambas Coníferas (Lámina I) pertenecen a la Familia Cupresáceas y a géneros endémicos y monotípicos[7] de los bosques templado-lluviosos de Chile y Argentina. Son árboles de hábito piramidal, corteza castaño-rojiza, hojas imbricadas a manera de escamas, flores unisexuales, en individuos separados (árboles dioicos), polinizadas por el viento. Las semillas son aladas con lo que se favorece su dispersión por el viento.

[7] Endémico es un taxón nativo o confinado naturalmente a un área o región particular, en este caso el Cono Sur de Sudamérica. Género monotípico es aquel con una sola especie.

Lámina I



El lahual o alerce es un árbol gigantesco, con hasta 50 m de altura y 6 m de diámetro en la base de los troncos, con un crecimiento en grosor muy lento. Estos árboles son muy longevos[8] con edades que pueden llegar hasta tres mil quinientos años, como lo documentan los conteos de anillos de crecimiento de algunos ejemplares[9] . Sus hojas escamosas están dispuestas de a tres, en círculos o verticilos, y sus semillas provistas de dos a tres alas bien desarolladas. El duramen o corazón de la madera es de coloración rojiza mientras que la albura o círculo externo contiguo a la corteza es de coloración más clara. La presencia de zonas de anillos de crecimiento, conformando suaves ondulaciones, otorgan particulares y bellos diseños a esta madera. La corteza presenta fisuras profundas, longitudinales y paralelas, por lo general conformando una espiral a lo largo del fuste principal. La corteza es ligeramente esponjosa con una textura fibrosa y fácilmente desprendible con la mano (De Magistris 2003). El valor de la madera de alerce ha llevado a esta especie al borde de su extinción por lo que actualmente la tala y comercialización de ejemplares vivos se halla prohibida según su inclusión en el Apéndice I del Convenio CITES (1996).

La relevancia cultural del alerce o lahual se manifiesta en su integración en el universo de significaciones del pueblo mapuche. Generalmente, sus estados etarios, estructuras, hábitos peculiares, razas, asociaciones o productos reciben nombres particulares (Villagrán 1998). Así, se han citado para el alerce numerosos nombres mapuches distintos, ya sea para distinguir árboles muertos (Noncol), tumbados (Regañato), individuos viejos (Cushe, Cude o Kudi), muy viejos (Cudecude) o quemados (Cude-petriu), ejemplares dañados (Concañ, Muchung) o deformes, poblaciones creciendo en hábitat especiales (Huiñol o Wiñoi, Pitran, Polleraquechu, Chanhuai), dos troncos asociados (Peñeng). La corteza exterior leñosa del tronco se llama Nolgue y la interna Cochai, usada para tapar las costuras de las antiguas embarcaciones de los mapuches (dalcas).

Tal como sucede con otras especies de plantas importantes, desde las perspectivas religiosa, cultural o económica, el nombre mapuche del alerce, lahual, se usa como referente para denominar las asociaciones que conforma, las especies emparentadas, los territorios que ocupa o su relación con el hombre. Así, el alerzal es el Lahualanto. El nombre lahual es también la referencia para

[8] De acuerdo a Premoli *et al.* (2000), el alerce es el segundo árbol más longevo del mundo, después de *Pinus longaeva*. De acuerdo a cifras proporcionadas por CONAF, el incremento diametral es muy variado, desde tan bajos como 0,092 mm anuales en mayores altitudes de la Cordillera Pelada, hasta 1,2 a 4 mm, en Colún, en la misma Cordillera Pelada en altitudes más bajas.

[9] El tocón de árbol más famoso de Chile es la "Silla del Presidente", que se encuentra en la estación Alerce, cerca de Puerto Montt. Tiene una circunferencia de 12,5 m y alcanzó a vivir entre 3300 y 3400 años (Muñoz 1971). Para el alerce se han publicado cronologías de anillos de hasta 3620 años (Lara & Villalba 1993).

nombrar otras Coníferas como *Podocarpus nubigena*, huililahual (= lahual con uña) o Mañiu macho; *Saxegothaea conspicua*, mañilahual (= mañiu que se parece al lahual) o Mañiu hembra; *Pilgerodendron uviferum*, lahuan (variante de lahual) o ciprés de las Guaitecas. También los distintos nombres mapuches del alerce (Lahual, Cude, Huiñol) se usan como referentes para la orientación espacial, como se desprende de los casos de nombres de lugares geográficos relacionados con la planta y aludidos en topónimos tales como Chanlahual, Pampalahual, Codihue, Cudico, Cudimahuida, Hueñohue.

La madera del alerce es un valorado material para la construcción[10], por lo liviana y por su gran resistencia a los agentes meteóricos que la degradan, tales como la humedad excesiva. Además, es el árbol chileno que produce más madera por hectárea. Se prefiere esta madera para el techo, tejuela y tingle; también para hacer violines, guitarras, husos, barriles de chicha y otras variadas artesanías. Jirones de su estopa o corteza sirven para calafatear embarcaciones[11] En medicina casera es apreciado como carbón para hacer azúcar quemada, contra infecciones estomacales y diarreas rebeldes. Para tratar heridas enconadas se hace carbón y se aplica como polvillo. Las hojas son purgantes y se aplican a las inflamaciones. Los conos del alerce se emplean como estimulantes, diuréticos y antiescorbúticos. También hacen efecto en bronquios, catarros y enfermedades crónicas cutáneas. Su resina se usa en baños contra el reumatismo, heridas, llagas y golpes. La destacada vinculación del alerce con las necesidades de subsistencia de la población, como fuente de materias primas, se manifiesta en la compleja nomenclatura asociada a los productos de este importante recurso natural y en las múltiples utilidades que presta. Los ejemplares, trozos o tablas obtenidas mediante técnicas especiales reciben distintos nombres (Chellév, Huichacon, Huicha-Chilleu, Quile-Huichacon, Metan) como también los productos defectuosos (Huéllimo, Man). Se le llama Cantutún a la medida de tiempo necesaria para cambiar de hombro a la carga de alerce, Pecu a enfermedades de la corteza del alerce y Cudequem al "golpe que se cree oír generalmente de noche, semejante al que produciría una brazada de leña de alerce que se dejara caer con fuerza".

[10] Muñoz (1971) comenta que el alerzal vivo más grande se encuentra en Colún, Valdivia. Allí el volumen medio por árbol de aquellos ejemplares de 3,56 m de diámetro (edad promedio de 1780 años) producen 904 pulgadas madereras cada uno; es decir, con un solo árbol se puede construir una casa de 80-100 m^2 íntegra de madera. En esta localidad CONAF cita casos de incremento diametral anual de hasta 16 mm.

[11] De *alerce* fueron preferentemente los tablones de las *dalcas*, las embarcaciones del pueblo mapuche. El ciprés de las Guaitecas desplazó a este material por ser menos partidor, en especial, a la clavazón. Los cascos de los botes pequeños y las embarcaciones se hicieron de ciprés, desde la colonia hasta nuestros días. Hoy esta madera escasea y empieza a ser reemplazada por el mañío macho y el cipresillo, una conífera importada (Renato Cárdenas & Carolina Villagrán. "Chiloé: Botánica de la Cotidianeidad". Manuscrito 2003)

El lahuan o ciprés de las Guaitecas es un árbol que en su aspecto externo se parece al alerce, pero alcanzando un desarrollo en altura y diámetro menor. Llega a medir alrededor de 20 m de altura, aunque en condiciones óptimas puede alcanzar hasta 40 m y un diámetro de tronco de hasta un metro en su base. Tiene hojas dispuestas como escamas, de a dos en un mismo verticilo, alternando a manera de cruz con el par siguiente, de manera que la ramita adquiere una forma tetrágona muy típica, carácter que permite diferenciarla fácilmente del alerce, al cual se parece mucho (Lámina I, 2). Las semillas son bialadas, desarrollándose una sola ala. La madera es rojiza pálida a castaña con ribetes a menudo amarillentos y con una intensa fragancia producida por resinas. La corteza es más dura, más delgada y menos rojiza que la del alerce. La madera del lahuan es muy resistente a la putrefacción, al igual que la del alerce. Ambas son altamente valoradas en construcción[12]. Utilizada de preferencia para fabricación de postes, construcción de puertas y ventanas y, en menor medida, como tejuela. Las estacas obtenidas de este árbol eran exportadas a las viñas de la zona central y pueden durar un siglo. Es madera preferida también por escultores y para la construcción de embarcaciones. La resina del ciprés de las Guaitecas se aplica a las caries para aliviar el dolor de muelas.

2.2. Hábitat, ecología y sociología.

De acuerdo a su fitosociología, los Alerzales y Cipresales constituyen asociaciones florísticas propias del Bosque Nordpatagónico (Alianza *Nothofago-Winterion*) las cuales han sido descritas como *Fitzroyetum* y *Pilgerodendronetum* por Schmithüsen (1960). Dentro del ámbito del Bosque Nordpatagónico, ambas asociaciones parecen ser más exitosas que las conformadas por Angiospermas laurifolias[13] en colonizar y monopolizar áreas con perturbaciones masivas, comunes en los Andes debido principalmente al intenso vulcanismo. Dada su longevidad, las Coníferas pueden dominar en estos sitios por largo tiempo (Armesto *et al*.. 1995). En la Cordillera de la Costa, ambas asociaciones dominan, junto con las "Campañas" o Tundras Magallánicas y los Tepuales[14], debido a las especiales condiciones edáficas de las cimas, con alta pluviosidad y suelos delgados, ácidos, pobres en nutrientes,

[12] El comercio de las maderas nobles de Chiloé se desarrolló hasta comienzos del siglo XX. El alerce se vendió al Perú durante la Colonia y el ciprés tuvo su esplendor a fines del pasado siglo. Quien arrasó con estos bosques y labró la más grande fortuna chilota fue Ciriaco Álvarez Vera. Desde Chonchi, su tierra natal, el *Rey del Ciprés* dirigió su empresa (Renato Cárdenas & Carolina Villagrán: "Chiloé: Botánica de la Cotidianeidad". Manuscrito 2003)

[13] El follaje de hoja ancha es llamado laurifolio, como el de la familia Lauráceas.

[14] Tepuales, formaciones dominadas por el tepú (*Tepualia stipularis*)

especialmente nitrógeno y fósforo, con bajas tasas de descomposición de la hojarasca y drenaje deficiente (Pérez *et al.* 1991, Ruthsatz *et al.* 1991). Ninguna de las dos asociaciones exhibe plántulas de alerce o ciprés bajo el dosel, mostrando que ambas especies son altamente intolerantes a la sombra (Armesto *et al.* 1995).

2.2.1. Alerzales.

La asociación *Fitzroyetum* exhibe varias sub-asociaciones, adaptadas a hábitats distintos y con una flora asociada también diferente, siendo las únicas especies fieles a todas ellas el taique (*Desfontainia spinosa*), la estrellita (*Asteranthera ovata*) y el coicopihue (*Philesia magellanica*) (Lámina I, 1). Ellas son:

1) Los Alerzales de la Cordillera de la Costa, los cuales se desarrollan en todos los contrafuertes hacia el oeste de las cimas de las Cordilleras Pelada, Sarao y Piuchué, principalmente juveniles y quemados (Lámina II, 1-4). De acuerdo a observaciones realizadas en la Cordillera de Piuchué (Villagrán 2002), se encuentran Alerzales bien desarrollados, con árboles de hasta 20 m de altura, en hondonadas y quebradas, entre 500-600 m de altitud, sobre pendientes suaves de alrededor de 5 a 15°. En estos bosques se pueden encontrar ejemplares "jóvenes" de entre 500-600 años de edad (Roig 1996). El dosel es abierto (20-50% de cobertura de follaje) y está constituido por 2/3 de alerce y 1/3 de coigüe de Chiloé (*Nothofagus nitida*). El estrato intermedio del bosque es más denso, alcanzando estaturas de hasta 10 m y coberturas de follaje entre 25-30%. Los árboles asociados más importantes son el tepú y el mañío macho. Menos frecuentes son el canelo (*Drimys winteri*) y el notro (*Embothrium coccineum*). Dos arbustos con llamativas flores rojas, el coicopihue y el taique, se asocian fielmente al Alerzal, conformando un denso sotobosque. En el piso de la comunidad no crecen hierbas propias del Alerzal, pero si se encuentran numerosas plántulas y renovales de la mayoría de los árboles, con excepción de las plántulas del alerce.

Es impresionante la densa cobertura de especies de epífitas de los Alerzales de Piuchué, las cuales cumplen un importante rol en la captación de nutrientes y en la retención del agua de lluvia (Pérez *et al.* 1991). Crecen profusamente sobre los troncos podridos, tumbados sobre el suelo y sobre los árboles en pié, constituyendo un entramado de hepáticas, musgos, líquenes y helechos. Bajo estos cojines de Criptógamas, los tallos y raíces de las epífitas y enredaderas vasculares forman una malla densa sobre los troncos, destacando *Lebetanthus myrsinites* y la llamativa estrellita.

En el suelo destacan, por su belleza dos especies grandes de helechos, *Blechnum magellanicum* y *Gleichenia litoralis*.

2) Los Alerzales de tierras bajas se restringen a unas pocas localidades de Llanquihue, en suelos de topografía plana, muy húmedos a pantanosos, asociados a especies tanto valdivianas como nordpatagónicas, exhibiendo una clara vinculación fitosociológica con los Tepuales (bosques dominados por *Tepualia stipularis*) y Cipresales.

3) Los Alerzales andinos (Lámina II, 1-2 y 5), los cuales exhiben límites altitudinales superiores en torno a 1200 m, en el borde norte, y 700 m en el borde sur de su área de distribución, se concentran en la transición entre el bosque siempreverde de follaje laurifolio y el bosque deciduo dominado por la lenga (*Nothofagus pumilio*). Allí el alerce tiende a formar comunidades puras y homogéneas, en suelos semi-anegados en torno a turberas de poñpoñ (especies de *Sphagnum*) o tundras Magallánicas, o bien en acantilados rocosos o escoria volcánica. En suelos mejor desarrollados, se asocia principalmente al bosque de altura de coihue (*Nothofagus dombeyi*) y, en menor grado, al mañío hembra, mañío macho y canelo enano (*Drimys andina*) (Schmithüsen 1960, Villagrán 1980).

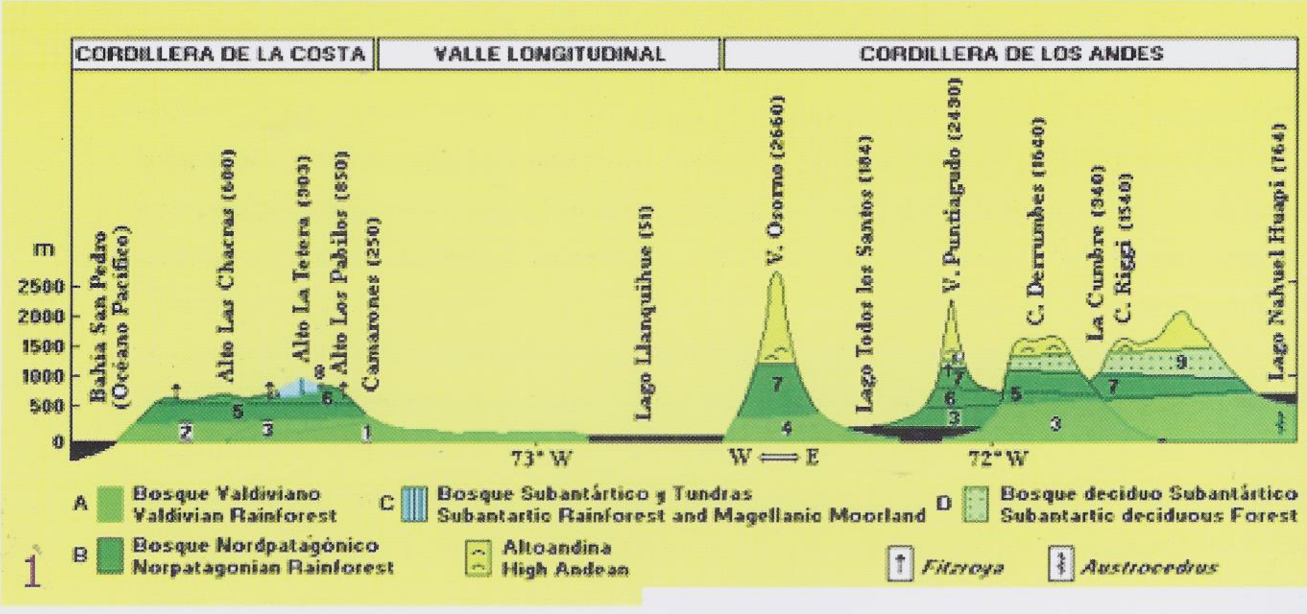
2.2.2. Cipresales.

En el óptimo de su distribución, al sur de la Isla de Chiloé, la asociación *Pilgerodendronetum* estructura un cinturón boscoso en las laderas montañosas de las numerosas islas de la Región de los Canales, asociado al coihue de Chiloé, *Nothofagus nitida* y al coihue de Magallanes, *Nothofagus betuloides* (Schmithüsen 1960). En la Cordillera de Piuchué, en Chiloé, cipreses juveniles conforman junto al tepú un matorral denso, de no más de tres metros de altura, que ocupa todos los contrafuertes occidentales de las alturas montañosas, alternando con los islotes de Tundras Magallánicas que ocupan preferentemente las cimas. En las hondonadas, el tepú y el ciprés estructuran bosquecillos de mayor estatura (8-10 m), asociados al coihue de Chiloé, mañío macho, taique, canelo y fuinque (*Lomatia ferruginea*). Estos bosquecillos exhiben la misma riqueza de epífitas que el Alerzal (Villagrán 2002). En sitios bajos de Chiloé se encuentran pequeñas poblaciones de cipreses de baja estatura, asociados a tepuales de riberas de lagos, turberas (ñadis[15]) y vegas (mallines[16]) dominados por

[15] Ñadis, se desarrollan en terrazas fluvioglaciales del último periodo glacial. Son áreas llanas, despejadas de grandes árboles, muy húmedas, dominadas por el musgo de las turberas, el pompoñ (especies de *Sphagnum*), con vegetación baja que no excede de 5 m, generalmente el tepú. Suele encontrarse asociado el ciprés de las Guaitecas y el ñirre. La constante renovación del pompoñ crea un suelo orgánico llamado turba, la cual almacena considerables cantidades de agua que conforma la turbera o ñadi (Cárdenas R. & C. Villagrán, "Chiloé: Botánica de la Cotidianidad", Manuscrito 2003)

[16] Mallines, sitios muy húmedos, *junquillales*, cubiertos de agua en las estaciones lluviosas, dominados por pastos como las Gramíneas, Juncáceas y Ciperáceas (Cárdenas R. & C. Villagrán, "Chiloé: Botánica de la Cotidianidad". Manuscrito 2003).

Lámina II



1

VALDIVIA

40°

LOCALIDADES RELICTAS DE LA DEPRESIÓN INTERMEDIA Y COSTA

41°

PTO. MONTT

42°

OCEANO PACIFICO

ISLA GRANDE CHILOE

43°

CHILE

ARGENTINA

44°

74° 73° 72°

2

4

5

Schoenus rhynchosporoides y otras Ciperáceas y Juncáceas, especies de *Sphagnum* y, ocasionalmente, ñirre (*Nothofagus antarctica*). Para los Andes chileno-argentinos se han descrito un par de pequeñas poblaciones asociadas a los márgenes de estos mismos humedales, en Puntiagudo, Los Cipreses, Laguna Frías y Puerto Blest, a la latitud de Llanquihue y entre 500 y 950 m de altitud. En la turbera Los Cipreses del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, estos bosquecillos no sobrepasan los 20 m de altura, sus coberturas son ralas, ca. 10%, y sus componentes son los mismos de los Alerzales andinos, coihue, mañíos macho y hembra y lenga, *Nothofagus pumilio* (Villagrán 1980). Un interesante bosque mixto de *Pilgerodendron* y *Fitzroya* se encuentra asociado a una turbera en la localidad de Río Foyel, situada 50 km al este del borde oriental de los bosques de alerce de los Andes argentinos (Seibert 1982).

2.3. Discontinuidades geográficas: ¿Relictos glaciales?

Como se observa en el mapa de la Lámina II, 2, la distribución del alerce exhibe poblaciones relativamente extensas distribuidas discontinuamente, en las cimas más altas de la Cordillera de la Costa de Chile, desde Cordillera Pelada (40° S) hasta la Cordillera de Piuchué en Chiloé (42°30' S); en los Andes de Chile y Argentina, entre 40° 30' S y 42° 45' S, con concentración de poblaciones en los Andes chilenos de Llanquihue y Chiloé continental. En sitios cercanos a la costa de la Depresión Intermedia de Llanquihue persisten cinco pequeñas poblaciones de alerce (Fraver *et al.* 1999), probablemente relictas de la antigua paleodistribución que tuvo la especie durante la última glaciación. No obstante, estas poblaciones de los sitios bajos de Llanquihue fueron más extensas y continuas en un pasado reciente, como lo muestran los numerosos tocones de árboles aserrados en sus entornos, y los mapeos que documentan la existencia de poblaciones vivientes entre Puerto Montt y Puerto Varas, hasta mediados del siglo pasado (Golte 1973).

En lo que respecta al ciprés de las Guaitecas, se distribuye en toda la región austral, desde Valdivia a Tierra del Fuego (40° – 54° S), siendo la conífera más austral del mundo. Su distribución óptima se encuentra al sur de 43° S, en el Archipiélago de los Chonos. Al norte de 43° S, en la Región de Los Lagos exhibe distribución discontinua, abundando en los Altos de la Cordillera de

Schoenus rhynchosporoides y otras Ciperáceas y Juncáceas, especies de *Sphagnum* y, ocasionalmente, ñirre (*Nothofagus antarctica*). Para los Andes chileno-argentinos se han descrito un par de pequeñas poblaciones asociadas a los márgenes de estos mismos humedales, en Puntiagudo, Los Cipreses, Laguna Frías y Puerto Blest, a la latitud de Llanquihue y entre 500 y 950 m de altitud. En la turbera Los Cipreses del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, estos bosquecillos no sobrepasan los 20 m de altura, sus coberturas son ralas, ca. 10%, y sus componentes son los mismos de los Alerzales andinos, coihue, mañíos macho y hembra y lenga, *Nothofagus pumilio* (Villagrán 1980). Un interesante bosque mixto de *Pilgerodendron* y *Fitzroya* se encuentra asociado a una turbera en la localidad de Río Foyel, situada 50 km al este del borde oriental de los bosques de alerce de los Andes argentinos (Seibert 1982).

2.3. Discontinuidades geográficas: ¿Relictos glaciales?

Como se observa en el mapa de la Lámina II, 2, la distribución del alerce exhibe poblaciones relativamente extensas distribuidas discontinuamente, en las cimas más altas de la Cordillera de la Costa de Chile, desde Cordillera Pelada (40° S) hasta la Cordillera de Piuchué en Chiloé (42°30' S); en los Andes de Chile y Argentina, entre 40° 30' S y 42° 45' S, con concentración de poblaciones en los Andes chilenos de Llanquihue y Chiloé continental. En sitios cercanos a la costa de la Depresión Intermedia de Llanquihue persisten cinco pequeñas poblaciones de alerce (Fraver *et al.* 1999), probablemente relictas de la antigua paleodistribución que tuvo la especie durante la última glaciación. No obstante, estas poblaciones de los sitios bajos de Llanquihue fueron más extensas y continuas en un pasado reciente, como lo muestran los numerosos tocones de árboles aserrados en sus entornos, y los mapeos que documentan la existencia de poblaciones vivientes entre Puerto Montt y Puerto Varas, hasta mediados del siglo pasado (Golte 1973).

En lo que respecta al ciprés de las Guaitecas, se distribuye en toda la región austral, desde Valdivia a Tierra del Fuego (40° – 54° S), siendo la conífera más austral del mundo. Su distribución óptima se encuentra al sur de 43° S, en el Archipiélago de los Chonos. Al norte de 43° S, en la Región de Los Lagos exhibe distribución discontinua, abundando en los Altos de la Cordillera de

Piuchué, en Chiloé, y en pequeñas áreas de las cimas de las Cordilleras Sarao y Pelada. Pequeñas poblaciones son relativamente frecuentes en sitios bajos del archipiélago de Chiloé, en sectores muy húmedos y pantanosos como turberas o ñadis, riberas de lagos o tepuales cercanos al mar. Para los Andes chilenos, se han citado un par de sitios en las montañas de Osorno y Llanquihue. Para los Andes argentinos, se han citado poblaciones relictuales en las provincias de Río Negro, Chubut y Santa Cruz (De Magistris 2003).

Como se dijo en la introducción, las anomalías en la distribución actual de poblaciones y comunidades, como las que exhiben todas las Coníferas, pueden interpretarse como las "huellas biogeográficas" heredadas de los profundos cambios climáticos acaecidos durante el último ciclo glacial-interglacial, en los últimos cien mil años, los cuales afectaron profundamente los patrones de vegetación en la zona templada de América del Sur. Así, las poblaciones actualmente aisladas en cimas de cerros serían los restos de las poblaciones glaciales que ocuparon los sitios de menor altitud y latitudes más bajas, durante el avance de los hielos. Numerosos autores han contribuido a la interpretación de estas "marcas biogeográficas", sobre la base del análisis de los rangos discontinuos de distribución de los taxa y del exámen de registros procedentes de distintas fuentes continentales y oceánicas, considerando distintos tipos de indicadores paleoclimáticos o *proxy data*[17]. (Ej. depósitos glaciales, sedimentos, polen, macrofósiles, microalgas, carbón, anillos de crecimiento de árboles, insectos, etc.). A continuación se proporcionan antecedentes geológicos, glaciales y climáticos de la Región de Los Lagos y se dan a conocer nuestros resultados preliminares procedentes del análisis de polen fósil y anillos de crecimiento de depósitos fosilíferos con Coníferas.

3. EL AVANCE DE LOS HIELOS.

La historia glacial del clima y de la vegetación de la Región de Los Lagos es una de las mejor conocidas en Sudamérica, ya que allí se han concentrado los estudios palinológicos y glaciológicos durante ya varias décadas. Más aún, la escasez de territorios continentales en las regiones templadas

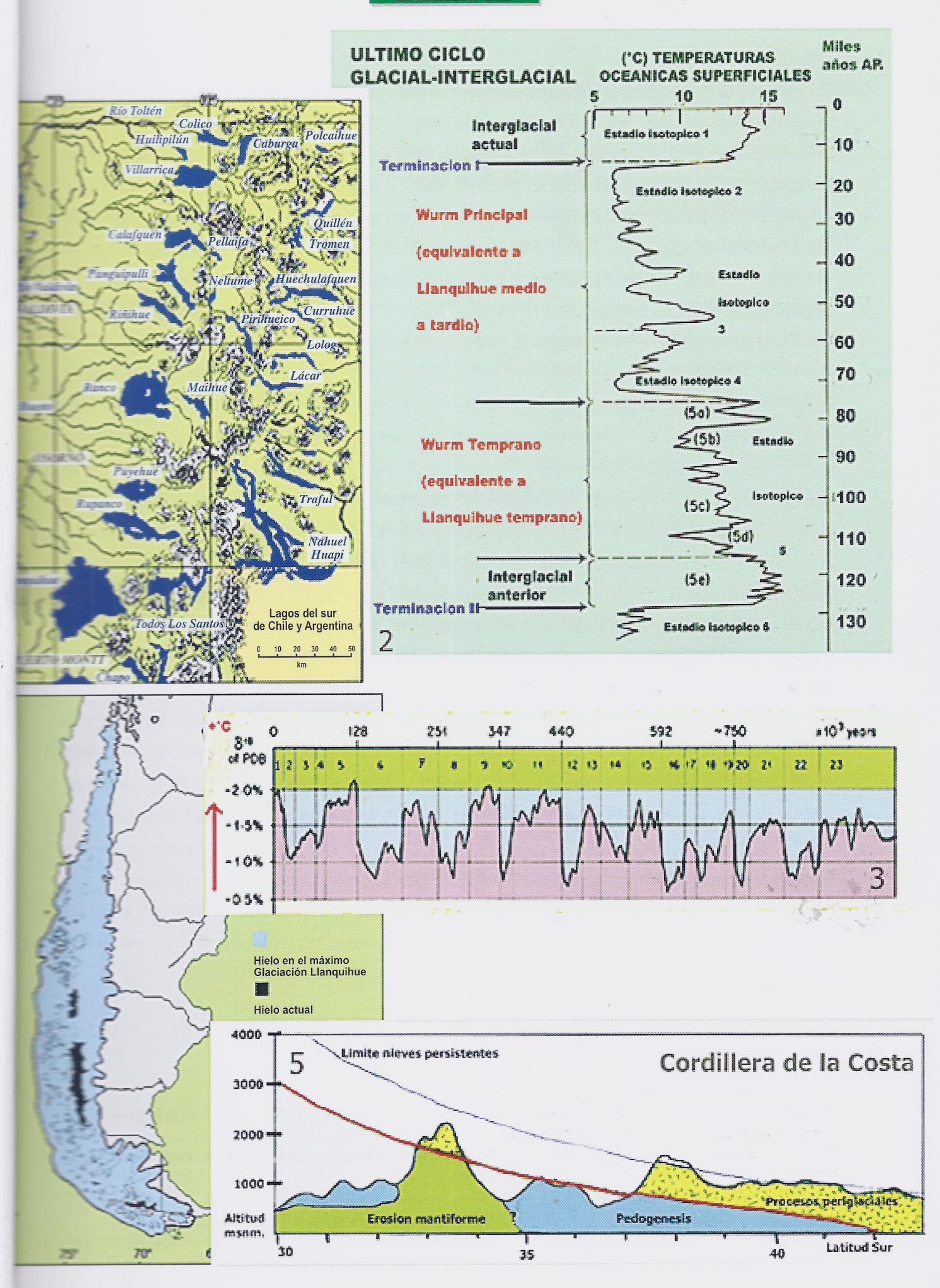
[17] La Paleoclimatología es el estudio del clima previo al período de mediciones instrumentales. El paleoclima puede ser inferido a partir del estudio de elementos naturales cuya característica estructural es clima-dependiente. Estos elementos proporcionan un registro proxy (indicador) del clima. El estudio de los proxy data constituye el fundamento de la Paleoclimatología (Bradley 1985).

Pequeñas
ctores muy
r. Para los
los Andes
Santa Cruz

laciones y
s "huellas
timo ciclo
atrones de
s en cimas
r altitud y
rpretación
stribución
oceánicas,
glaciales,
ctos, etc.).
ón de Los
len fósil y

las mejor
ciológicos
templadas

a puede ser
s elementos
ento de la



del Hemisferio Sur, como asimismo la pureza en la conservación de las formas glaciales de la Región de Los Lagos de Chile y Andes argentinos adyacentes, sumada a un excelente control estratigráfico, destacan al Cono Sur de América como una región privilegiada y paradigmática para la comprensión de los cambios de clima y biota del hemisferio durante el Cuaternario.

En la Lámina III, 1 se muestra la guirnalda de lagos que engalana a la así llamada Región de Los Lagos del sur de Chile, y Andes argentinos adyacentes, antiguas artesas glaciares que marcan nítidamente los descensos que experimentaron los hielos andinos durante las glaciaciones del Cuaternario. En la misma lámina se muestran las curvas de paleotemperaturas reconstruidas para el último ciclo glacial[18] (III, 2), como asimismo para los repetidos ciclos glaciales (III, 3) que han caracterizado el período geológico en que vivimos, el Cuaternario[19].Estas curvas han sido realizadas sobre la base de estudios de isótopos de oxígeno[20] contenidos en caparazones de Foraminíferos, rescatados de sedimentos de fondos oceánicos, los cuales han permitido establecer una cronología para las grandes variaciones de las temperaturas globales del Cuaternario (estadios isotópicos 1 - 23, III, 3). Considerando que la dinámica de los glaciares no es homogénea dentro de una edad de hielo, con períodos de avance (estadiales, por ejemplo los estadios isotópicos 2 y 4 de la última glaciación) y de retrocesos (interestadiales, por ejemplo el estadio isotópico 3 de la última glaciación), la cronología isotópica de paleotemperaturas mostrada nos resulta muy útil para acotar el período climático de la historia glacial en que se centran nuestros estudios (estadio isotópico 3 y transiciones hacia el 2 y el 4).

Los antecedentes geológicos y glaciológicos de Chile y Argentina han permitido establecer las profundas transformaciones que afectaron el sur de Sudamérica durante la última edad de hielo, la así llamada Glaciación Llanquihue. Así por ejemplo, de la cobertura de hielos establecida para el máximo de la última glaciación (Hollin & Schilling 1981; Lámina III, 4), con depresiones de temperatura estimadas en 6-8° (Heusser *et al.*. 1999), se desprende que alrededor de dos tercios de la actual superficie de bosques del sur de Sudamérica fue reemplazada por glaciares. Los hielos afectaron

---

[18] Un ciclo glacial corresponde a una oscilación climática global que se repite con una frecuencia de alrededor de 100,000 años.

[19] El Cuaternario corresponde al último período de la historia geológica de la tierra, abarca los últimos 1,8 millones de años y se caracterizó por grandes y repetidos cambios climáticos.

[20] Los átomos de oxígeno tienen 8 protones y 8, 9 o 10 neutrones resultando así tres isótopos con masas atómicas de 16, 17 o 18, O^{16}, O^{17} y O^{18}, respectivamente. En la naturaleza estos tres isótopos estables ocurren en proporciones relativas dependientes de las temperaturas. Así, del análisis de la razón entre O^{18}/O^{16} de una muestra fósil, por ejemplo el caparazón de un Foraminífero, en comparación con la misma razón en una muestra Standard, se puede inferir la temperatura en que el Foraminífero vivió.

directamente a los bosques templado-lluviosos situados al sur de 43° S (bosques Nordpatagónico y Subantártico), como asimismo a los bosques andinos de la Región de Los Lagos. Más aún, procesos periglaciales[21], como la soliflucción y la actividad glaciofluvial, también impactaron la Depresión Intermedia y las cimas de la Cordillera de la Costa de la Región de Los Lagos (39° - 43° S), afectando principalmente el ámbito del bosque templado-lluvioso tipo Valdiviano (Veit & Garleff 1995, LAMINA III, 5). En altitudes intermedias de la Cordillera de Nahuelbuta (37°-38° S) y en los faldeos de las Cordilleras Pelada y Sarao (40°-41° S) hubo mayores posibilidades de mantención de los suelos y de la vegetación, como lo sugiere la distribución de los suelos rojos arcillosos del Cuaternario antiguo en estas áreas (Veit 1994) y la ausencia de huellas de actividad periglacial en los pisos bajos (Veit & Garleff 1995).

3.1. Historia glacial del alerce y del ciprés.

En años recientes, Denton y colaboradores (1999) han llevado a cabo investigaciones interdisciplinarias en la Región de Los Lagos y han establecido, con mucha precisión, la cronología glacial del período tardío de la última glaciación Llanquihue (Neo- Llanquihue, estadio isotópico 2, (Lámina III, 2), con énfasis en el fechado radiocarbónico de los cambios climáticos abruptos asociados al lapso pleniglacial, entre 29,400 y 14,805 ^{14}C años AP. En contraste, se conoce muy poco acerca del clima y la vegetación de los periodos correspondientes al Llanquihue medio (30,000 –70,000 años) y temprano (> 70,000 años) de la última glaciación, períodos caracterizados por una serie de lapsos interestadiales, con predominio de vegetación de bosques y condiciones de temperaturas relativamente cálidas, en comparación con las temperaturas frígidas del pleniglacial. Afortunadamente, los notables hallazgos paleobotánicos de troncos subfósiles de alerce (*Fitzroya cupressoides*) mencionados, fechados entre >42,600 y >50,000 ^{14}C años AP., edades correspondientes a lapsos interestadiales, vienen a llenar este vacío de antecedentes.

Como se dijo antes, la existencia de troncos subfósiles de alerce fue destacada por primera vez en la literatura por Klohn (1976), en Playa Pelluco. En la Lámina IV se muestra la ubicación del sitio Pelluco y la de nuestros siete nuevos sitios, con edades y condiciones de deposición similares a las de los troncos de playa Pelluco, cuya reseña constituye la inspiración de este trabajo.

[21] Procesos periglaciales son los que ocurren en el margen inmediato de los glaciares, como por ejemplo los procesos glaciofluviales que aluden a las corrientes que fluyen de los glaciares o a los depósitos construidos por estas corrientes. Por extensión, se llama también efecto periglacial a fenómenos más allá de la periferia del hielo pero inducidos por las temperaturas glaciares frías, como por ejemplo, la soliflucción o remoción del suelo de las mayores altitudes debido al congelamiento y descongelamiento del suelo durante el ciclo anual.


74° 00`
73° 00`
PUERTO MONTT
Isla Tenglo
Pelluco
N
W
E
S
Seno Reloncaví
5
Carelmapu
Calbuco
Pihuío
ANCUD
Contao
42° 00`
OCEANO PACIFICO
Quemchi
Pirquén
5
Dalcahue
CASTRO
Isla Grande de Chiloé
Mar Interior de Chiloé
Quinchao
Grupo Islas Desertores
Chonchi
Isla Chaulinec
7
Lelbun
Aituy
Molulco
Detico
Golfo de Compu
CHAITEN
43° 00`
QUELLON
Golfo Corcovado
20 0 20 40 Km
Depósitos con troncos sub- fósiles
74° 00`
73° 00`

Lámina V

Lámina VI







Lámina IX



Lámina X





3
4
5
6
7
8

Lámina XII

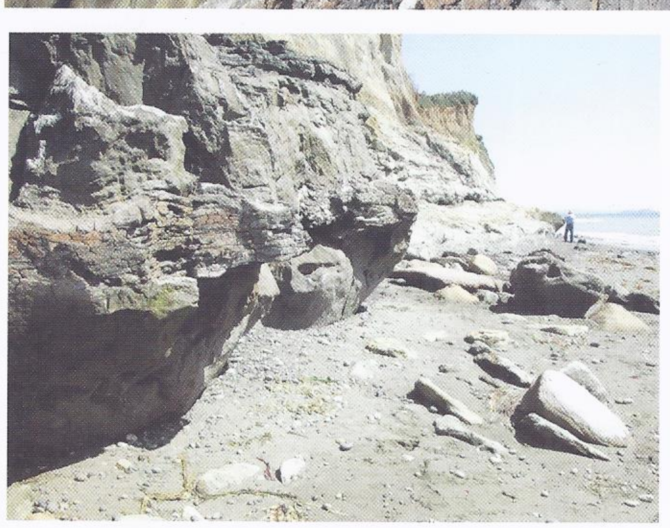
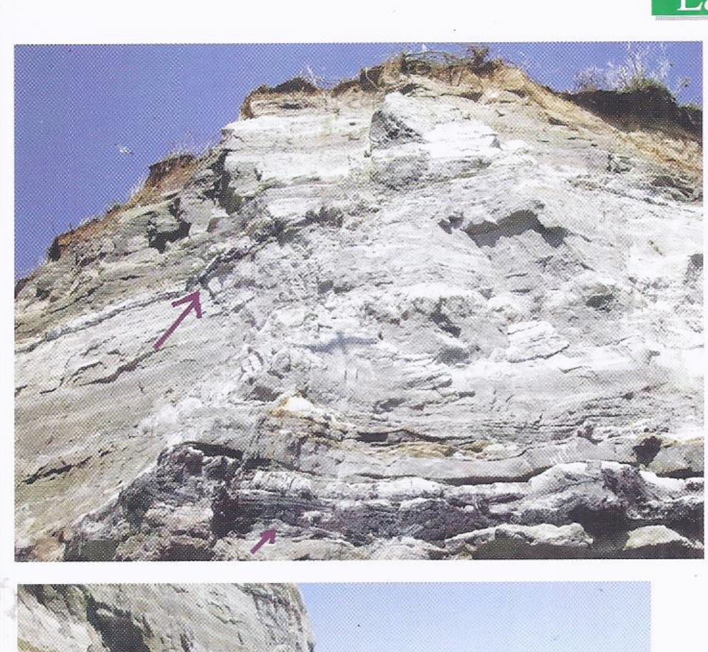


Lámina XIII



Lámina XIV






2
3
4
5
6
7
8

En las Láminas V a XIV se ilustran profusamente todos estos sitios con el propósito de incentivar las autoridades encargadas de la conservación, y a la comunidad en general, acerca de la necesida de proteger estos importantes archivos de la historia de nuestros bosques.

A continuación se infiere el ambiente, vegetación y clima del lapso temporal en que s desarrollaron estos Alerzales y Cipresales, sobre la base del análisis palinológico de las matrice sedimentarias que portan los troncos de las localidades de Molulco, Isla Tenglo y Punta Pirquén y e registro de anchos de anillos de las poblaciones de Pelluco. Adicionalmente, se describe la posición estratigráfica en que se encuentran los troncos en los sitios estudiados y se correlacionan con otras secuencias palinológicas interestadiales documentadas para Llanquihue y Chiloé

3.2. Los indicadores paleoecológicos.

3.2.1. Depósitos Marinos.

En el sitio de Punta Pihuío, quedan expuestas varias capas de limos orgánicos con abundante material vegetal y con troncos subfósiles de alerce y ciprés de las Guaitecas (Lámina XIV). Las capas orgánicas basales están intercaladas entre limos lacustres laminados (ritmitas), las intermedias entre sedimentos marinos y las superiores, nuevamente entre limos lacustres. Las arcillas marinas muestran intercalaciones de varios niveles de coquina[22] con abundante fauna marina de almejas (*Venus antigua antigua*), ostiones (*Chlamys patagonica*), caracoles (*Nassarius gayi*, *Turritella cingulata*, *Acanthina crassilabrum*) y picorocos (*Balanus* sp.) (Lámina XV).

De acuerdo a Frassinetti (comun. pers.), la fauna asociada a la coquina es Cuaternaria. Luego, esta coquina indicaría niveles altos del mar asociados a lapsos interglaciales del Cuaternario, posiblemente correspondientes al último interglacial (estadio isotópico 5). Las capas de arcillas marinas sugieren ingreso fluctuante del mar, con episodios de playas indicados por los niveles de coquina dominados por *Balanus*, y episodios de territorios emergidos indicados por las capas orgánicas con restos de madera intercaladas (Rabassa, com. pers.). La sección estratigráfica ha sido descrita por Valdivia (1984[23]) quien ha denominado a la secuencia basal con coquina, Formación Punta Pihuío, y a la secuencia de arenas, gravas y conglomerados que la sobreyace, Formación Pargua.

[22] Coquina, un detrito limoso moderadamente cementado y compuesta de fragmentos de valvas.

[23] Soledad Valdivia. 1984. "Reconocimiento Geológico y Paleontológico del Terciario y Cuaternario marino de las Regiones de Los Lagos y Aysén" (38 pp., Informe Técnico no publicado).

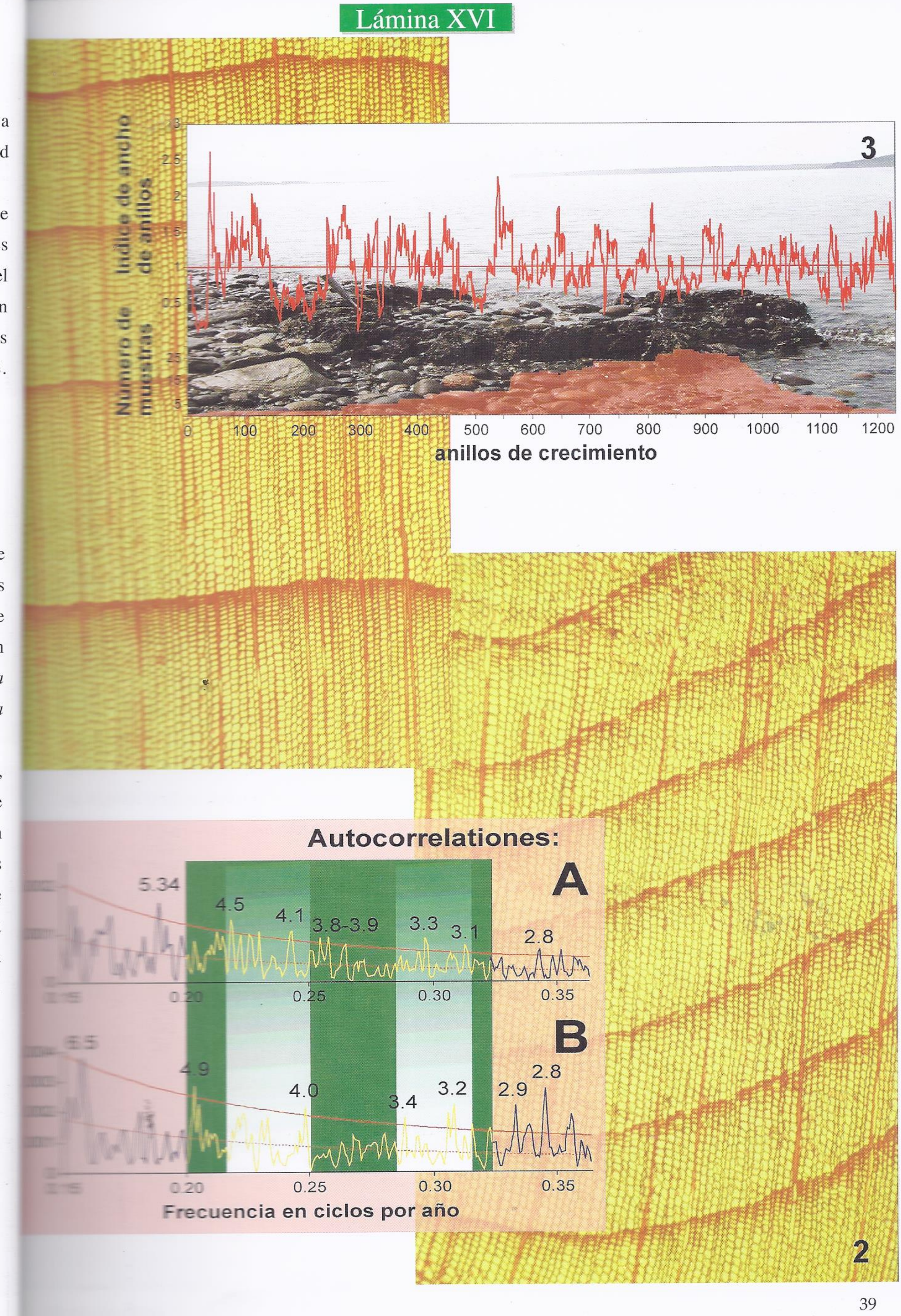
to de incentivar a
a de la necesidad

mporal en que se
o de las matrices
Punta Pirquén y el
scribe la posición
acionan con otras
hue y Chiloé.

os con abundante
XIV). Las capas
intermedias entre
marinas muestran
s (*Venus antigua*
ulata, *Acanthina*

aternaria. Luego,
rio, posiblemente
marinas sugieren
quina dominados
as con restos de
rita por Valdivia
a Pihuío, y a la
ación Pargua.

rino de las Regiones



3.2.2. Anillos de crecimiento y paleoclima.

Muchos árboles tienen la propiedad de formar zonas de crecimiento que se ven al corte transversal de un tronco como capas concéntricas de madera, denominadas anillos de crecimiento (Lámina XVI, 1-2). La estacionalidad climática (frío/calor o sequía/humedad) imprime en los árboles un ciclo de actividad y reposo en el crecimiento, proceso que queda expresado en la formación de anillos de naturaleza anual. Por otro lado, cada anillo de crecimiento presenta características estructurales (anatómicas) y químicas que pueden ser interpretadas como indicativas de las condiciones climáticas imperantes al momento de la formación del anillo. Así, los registros de anillos de árboles constituyen una información valiosa para estudiar el clima durante los últimos siglos y, en el mejor de los casos, milenios, como suele suceder con el alerce. Sin embargo, los registros de anillos de árboles vivientes son insuficientemente largos cuando se pretende estudiar las condiciones del clima en períodos glaciales. Por ello resultan particularmente importantes las maderas preservadas por milenios en sedimentos y turberas.

Durante los últimos 30 años se han desarrollado estudios de anillos de crecimiento con árboles vivos de las zonas templadas de América del Sur (Boninsegna 1992) y sólo en los últimos años se han iniciado actividades tendientes a rescatar la información de los anillos de crecimiento de árboles muertos. De acuerdo a los estudios que se vienen realizando con los depósitos de maderas antiguas, hay resultados que sugieren interesantes interpretaciones en una perspectiva hacia el pasado. El alerce es un árbol que produce anchos de anillos cuya variación está relacionada con las condiciones térmicas que se presentan durante los veranos. La variabilidad anual en el crecimiento se puede entonces comparar a la variabilidad anual de la temperatura en un modelo clima/crecimiento. Este tipo de modelos es el que se considera para elaborar reconstrucciones climáticas con alerce. Pero además de la variabilidad anual, también se pueden detectar ciclos de crecimiento mayores al anual, esto es en términos de décadas o centurias. Estos ciclos mayores pueden estar vinculados a secuencias climáticas o a influencias de ciclos solares[24] que a su vez tienen incidencia sobre el clima.

[24] El sol tiene actividad cíclica, en lo referente a su actividad magnética. Estos ciclos solares se repiten en intervalos de 11, 20-23, 90 y 220 años, aproximadamente. Estos ciclos son coincidentes con los que se observan en los registros climáticos y también en las cronologías de crecimiento de árboles.

Las cronologías de anillos de crecimiento[25] del alerce para los últimos 1000 años muestran ciclos u ondas del crecimiento que se repiten cada 2 a 6 años, y alrededor de cada 18, 24, 50 y 90 años. Curiosamente, cuando se estudian estos ciclos en las maderas antiguas, se repiten prácticamente las mismas características (Lámina XVI, 3-4). Si interpretamos estos ciclos como consecuencia de la influencia de forzantes climáticos sobre el crecimiento, se desprende que ciertas condiciones en los patrones de circulación atmosférica presentes durante el período interestadial, en que crecieron los árboles antiguos, serían similares a los que se producen en tiempos actuales (últimos 1000 años). Si el clima imperante durante las etapas relativamente cálidas del último período glacial (interestadiales) facilitó la expansión del bosque con Coníferas, es factible pensar que ciertas condiciones del clima interestadial se pudieron acercar a las que actualmente permiten el crecimiento de los bosques de alerce en sectores de la Cordillera de la Costa y de los Andes[26]. Y esto tiene que haber sido así, ya que los espectros de polen corroboran la presencia de bosques con Coníferas para los períodos de tiempo en que se considera crecieron los árboles antiguos de alerce, bosques similares a los que actualmente se desarrollan en las cimas cordilleranas.

3.2.3. Sedimentos y paleoambiente.

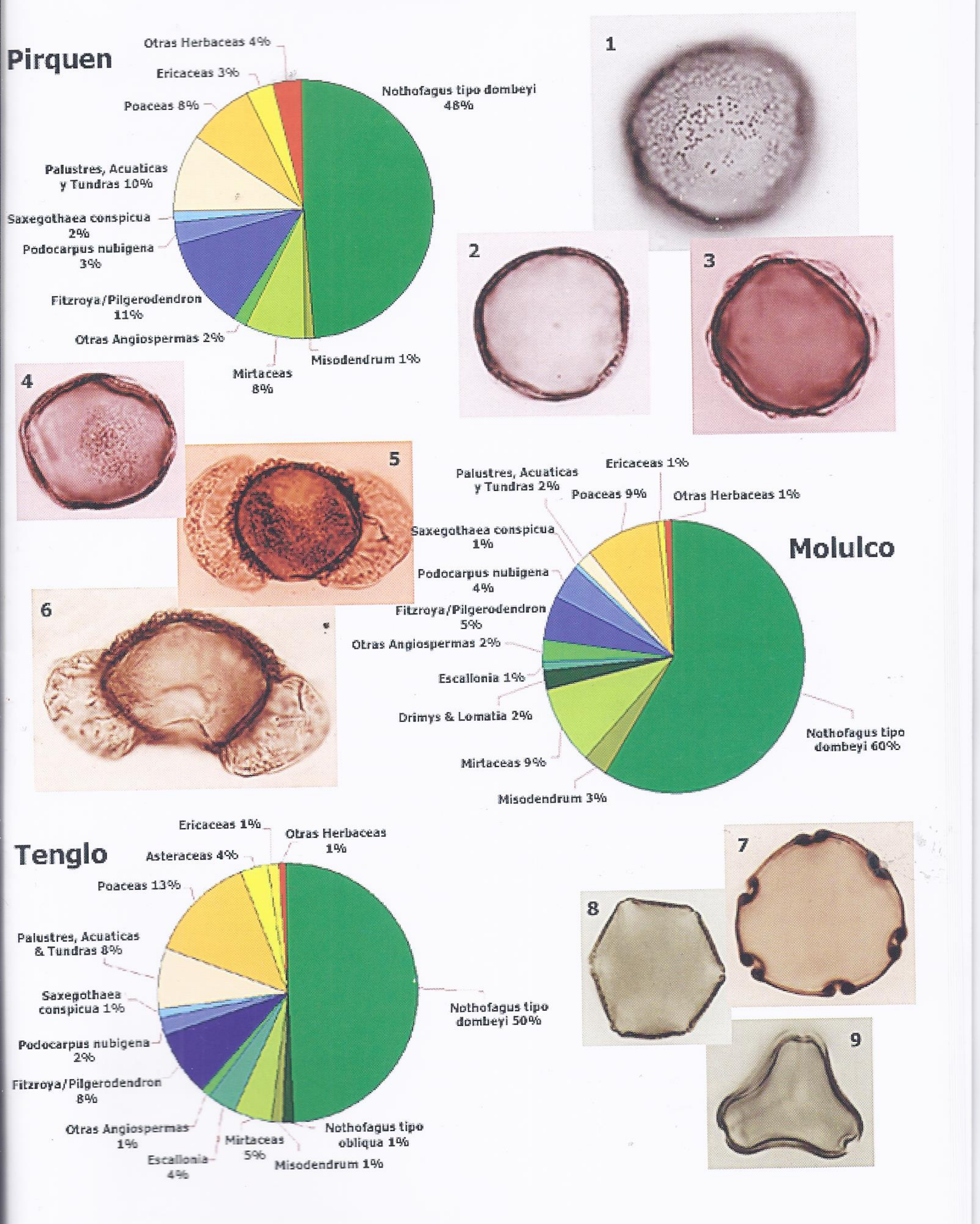
En la Lámina XVII se muestran los sitios de Punta Pirquén, Isla Tenglo y Molulco y se indican con corchetes rojos los depósitos cuyo polen ha sido analizado. En Punta Pirquén, los troncos de Coníferas (*Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum*) estudiados se encuentran asociados a un depósito de limos[27] orgánicos y turbas oscuras de alredor de un metro de espesor (Lámina XVII, 1-4). Dos fechados de troncos de la base del depósito muestran edades de > 45,000 y > 50,000 años AP. El depósito subyace a una secuencia de limos laminados de color gris claro (ritmitas lacustres[28]) de alrededor de 4 m de espesor, los cuales portan en su tercio superior una segunda y delgada capa de limos orgánicos y turbas con madera muy compactada, de alrededor de 23 cm de espesor. Por sobre los limos grises se depositan más de 10 m de areniscas finas y gravas fluvioglaciales. El depósito estudiado se encuentra a nivel de playa aunque, algunas centenas de metros al norte, el depósito se eleva en el acantilado costero, permitiendo visualizar nuevas capas basales de limos lacustres

[25] Una cronología de anillos de crecimiento corresponde a una curva del crecimiento de los árboles para un conjunto de árboles creciendo en un determinado lugar.

[26] Más detalles sobre la cronología de Pelluco en Roig *et al.* 2001.

[27] Limo, partículas más finas que las arenas finas y más gruesas que la arcilla.

[28] Ritmita, depósito desarrollado por sedimentación rítmica.



Pirquen
Otras Herbaceas 4%
Ericaceas 3%
Poaceas 8%
Nothofagus tipo dombeyi 48%
Palustres, Acuaticas y Tundras 10%
Saxegothaea conspicua 2%
Podocarpus nubigena 3%
Fitzroya/Pilgerodendron 11%
Otras Angiospermas 2%
Misodendrum 1%
Mirtaceas 8%
1
2
3
4
5
6
Palustres, Acuaticas y Tundras 2%
Ericaceas 1%
Poaceas 9%
Otras Herbaceas 1%
Saxegothaea conspicua 1%
Molulco
Podocarpus nubigena 4%
Fitzroya/Pilgerodendron 5%
Otras Angiospermas 2%
Escallonia 1%
Drimys & Lomatia 2%
Nothofagus tipo dombeyi 60%
Mirtaceas 9%
Misodendrum 3%
Tenglo
Ericaceas 1%
Otras Herbaceas 1%
Asteraceas 4%
Poaceas 13%
Palustres, Acuaticas & Tundras 8%
Saxegothaea conspicua 1%
Nothofagus tipo dombeyi 50%
Podocarpus nubigena 2%
Fitzroya/Pilgerodendron 8%
Otras Angiospermas 1%
Mirtaceas 5%
Nothofagus tipo obliqua 1%
Escallonia 4%
Misodendrum 1%
7
8
9

y niveles orgánicos con troncos, en gran medida desmoronados y tranformados en planicies de abrasión marina (Lámina X). En Isla Tenglo (Lámina XVII, 5-7) los troncos de Coníferas (*Fitzroya cupressoides*), fechados en >45,000 años AP., están asociados a una capa de limos orgánicos y turbas pardo-oscuras de 25 cm de grosor, a nivel de playa, que subyacen a una secuencia de 200 cm de limos grises, laminados, estos últimos culminando en una capa orgánica delgada en su techo costituída por madera y turba muy compactada. Los materiales de arenas y gravas glaciofluviales, que se depositan sobre los limos en sitios aledaños, se encuentran desmoronados y cubiertos por vegetación en el sitio de estudio. El registro Molulco (Lámina XVII, 8), corresponde a un depósito de 370 cm de turbas, intercaladas entre depósitos morrénicos[29], las cuales contienen abundancia de maderas y, en su base, troncos *in situ* de alerce. Madera de la base y del techo del depósito de turbas han sido fechados en >45,000 ^{14}C años AP.

Los limos orgánicos y turbas que portan los troncos en las tres secuencias estudiadas indican un ambiente pantanoso de turbera, fluctuante entre condiciones subaéreas y lacustres, como lo sugiere su alternancia con limos grises laminados (ritmitas). Las bandas oscuras y claras que caracterizan a las ritmitas lacustres sugieren una dinámica de avance y retroceso de glaciares próximos al área.

3.2.4. Espectro de polen y paleovegetación.

El análisis microscópico del polen conservado en rocas, sedimentos, fondos de lagos, turberas u océanos permite la identificación de las plantas que lo produjeron, posibilitando así la reconstrucción de la flora y vegetación imperante en el momento de depositación de los granos en el sedimento. La pared externa del grano de polen, llamada exina, está conformada por un polímero muy resistente (la esporopolenina). Este material no se deposita homogéneamente sobre la superficie del grano, sino que lo hace en forma discontinua, conformando patrones de estructura y ornamentación muy variados en los distintos grupos de plantas, permitiendo así el reconocimiento de las familias o géneros (a veces la especie) que produjeron el polen. La extraordinaria resistencia de la esporopolenina a la acción erosiva del tiempo, y la especifidad morfológica del polen de los distintos linajes, constituyen la clave de la utilidad del polen como herramienta para el estudio del pasado.

[29] Morrena, depósito no estratificado, depositado directamente por un glaciar, constituido por una mezcla de arcillas, limos, arenas, gravas y clastos de distintos tamaños y formas.

En la Lámina XVIII se muestran los espectros de polen de los tres depósitos orgánicos portadores de troncos estudiados. Los porcentajes polínicos fueron calculados sobre la base de la suma total de granos de polen contenido en diez muestras de los depósitos con troncos de Isla Tenglo, siete de los de Punta Pirquén y diez de los de Molulco[30]. En la misma lámina se ilustran los granos de polen característicos de las Coníferas registradas en los sedimentos (alerce, ciprés de las Guaitecas y mañíos macho y hembra), además de los tipos polínicos de *Nothofagus* y Mirtáceas, los dos grupos de árboles de Angiospermas más frecuentes en los depósitos.

Los tres registros exhiben predominio de polen arbóreo (70 a 80%). El espectro polínico se caracteriza por la frecuencia y altas proporciones de *Nothofagus* tipo *dombeyi* (siempre con representación de su planta parásita *Misodendrum*), Mirtáceas, *Escallonia* y Coníferas tales como *Fitzroya/Pilgerodendron*, *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua*. Otras leñosas son escasas y están representandas por trazas de *Drimys winteri*, *Lomatia* e *Hydrangea*. En el polen no arbóreo destaca la presencia de taxa representativos de hábitats de turberas húmedas y de vegetación palustre y acuática. Entre las especies de Tundras Magallánicas destacan *Astelia pumila, Gaimardia australis* y *Lepidothamnus fonckii;* entre las palustres, las Ciperáceas; entre las acuáticas, *Myriophyllum*, *Sagittaria* e *Isoetes*. Otras herbáceas representadas con proporciones relativamente altas son las Poáceas, Asteraceas y Ericáceas.

El espectro polínico sugiere el desarrollo de bosques mixtos de *Nothofagus* con Coníferas, probablemente asociado a hábitats húmedos y pantanosos, como lo indica su asociación con indicadores de tundras y vegetación palustre y acuática. Esta composición florística y condiciones ecológicas son análogas a las actuales asociaciones de alerce y ciprés de las cimas de la Cordillera de la Costa.

3.3. Correlaciones con otros registros polínicos interestadiales.

Para la Región de Los Lagos se han descrito varias secuencias de polen, expuestas en cortes de caminos en Chiloé, Seno de Reloncaví y Depresión Intermedia entre Valdivia y Puerto Varas, las cuales concuerdan con las edades y con el espectro de polen registrado en los depósitos con troncos presentados en este trabajo. En Chiloé, Punta Tentén (Heusser *et al.*, 1995), aledaña a Castro, corresponde a un depósito de 123 cm de potencia constituido por limos orgánicos y turbas

[30] Diagramas de polen completos, con el detalle del espectro polínico de cada una de las muestras analizadas, se encuentran en: Villagrán, Moreno & Villa (1995), para el registro Molulco, y Villagrán, León & Roig (2003), para los registros Tenglo y Pirquén.

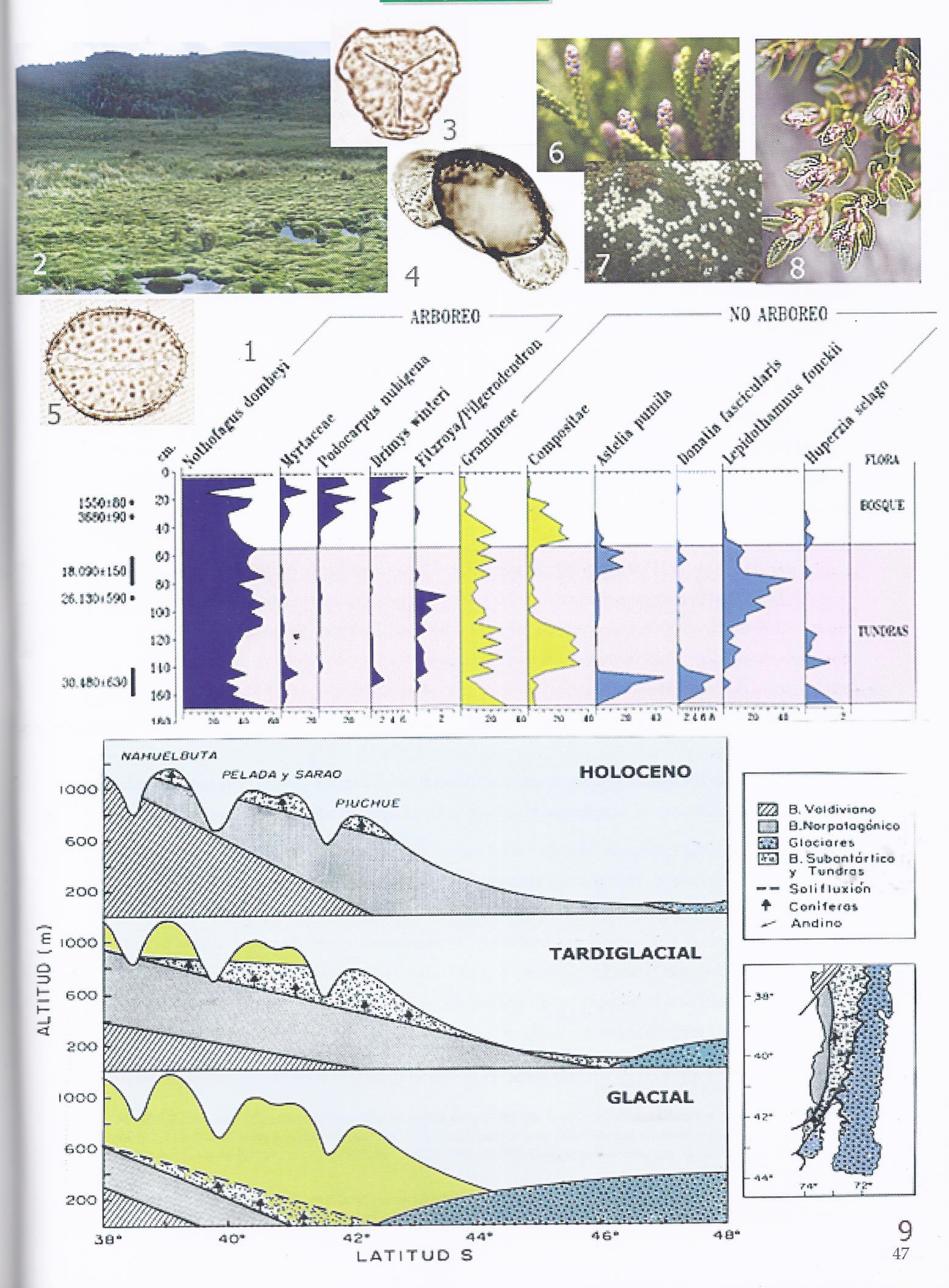
que contienen en su techo troncos de hasta 10 cm de grosor, para los cuales se han obtenido fechas de >49,700 ^{14}C años AP. Pidpid (Villagrán, 1985), en el centro de la Isla de Chiloé, corresponde a un depósito de 170 cm de turbas y arcillas orgánicas con abundante madera, fechado entre >33,000 y 36,230 ^{14}C años A.P, intercalado entre potentes estratos de gravas y arenas fluvioglaciales. Tal como en nuestros depósitos con troncos, ambas secuencias exhiben espectros polínicos dominados por polen arbóreo, específicamente *Nothofagus* tipo *dombeyi* y Coníferas tales como *Podocarpus nubigena, Saxegothaea conspicua* y *Lepidothamnus fonckii*.

Para el litoral de Llanquihue, en el Seno de Reloncaví, se han publicado otras tres secuencias palinológicas concordantes estratigráfica y cronológicamente con nuestros depósitos conteniendo troncos. En Punta Pelluco (Heusser, 1981), inmediatamente por encima del nivel con troncos de alerce ya mencionado, se ha descrito una secuencia de 400 cm de turbas y limos con fragmentos de madera fechados entre 42,600 y >45,600 años. La base de esta secuencia, fechada en >45,600 ^{14}C años A.P, registra un espectro polínico con predominio de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Fitzroya cupressoides*, *Podocarpus nubigena*, Mirtáceas, *Embothrium* y *Drimys*. El registro de Punta Penas (Heusser, 1981; Heusser *et al.*, 1999), 2.5 km al oeste de Punta Pelluco, corresponde a dos horizontes de arcillas turbosas, el inferior de los cuales ha sido fechado en 42,400 años AP. y exhibe un espectro polínico similar a Punta Pelluco.

Espectros similares se registran en otras secciones expuestas documentadas para la Depresión Intermedia de la Región de Los Lagos, en torno a los lagos Ranco (Sección Río Ignao; Heusser, 1976), Rupanco (Sección Rupanco; Heusser, 1974) y Llanquihue (Secciones Puerto Octay, Puerto Varas, Pan American Highway y Frutillar Bajo; Heusser, 1981, 1974; Heusser *et al.*, 1999). Todas estas secciones provienen de lapsos interestadiales fechados entre 36,960 y 56,000 ^{14}C años AP. y registran espectros polínicos dominados por elementos arbóreos de *Nothofagus* tipo *dombeyi* y tipo *obliqua* y distintas especies de Coníferas.

3.4. Modelo de los cambios de distribución de las Coníferas durante el último ciclo glacial-postglacial.

La vegetación imperante durante los estadiales (períodos relativamente más fríos, estadío isotópico 2) de la Glaciación Llanquihue tardía, entre 29,400 y 14,550 años AP. y con depresiones de las temperaturas promedio estimadas en 6-8° menores que las modernas (Denton *et al.*. 1999), es documentada por dos registros polínicos continuos, procedentes de turberas situadas en sitios bajos de la Isla de Chiloé: Taiquemó (Heusser & Flint 1977) y Río Negro (Villagrán 1988).



2
3
4
5
6
7
8
1
ARBOREO
NO ARBOREO
Nothofagus dombeyi
Myrtaceae
Podocarpus nubigena
Drimys winteri
Fitzroya/Pilgerodendron
Gramineae
Compositae
Astelia pumila
Donatia fascicularis
Lepidothamnus fonckii
Huperzia selago
FLORA
cm.
BOSQUE
TUNDRAS
1550±80
3680±90
18.090±150
26.130±590
30.480±630
NAHUELBUTA
PELADA y SARAO
PIUCHUE
HOLOCENO
TARDIGLACIAL
GLACIAL
ALTITUD (m)
LATITUD S
B. Valdiviano
B.Norpatagónico
Glaciares
B. Subantártico y Tundras
Solifluxión
Coníferas
Andino

Ambas secuencias registran un paisaje mayoritariamente abierto, con predominio de vegetación herbácea, más tolerante a las condiciones frías estadiales, y un espectro polínico que sugiere un mosaico vegetacional, con cojines de Tundras Magallánicas, herbáceas y bosquetes de Coníferas y *Nothofagus*. En la Lámina XIX, 1 se muestra el espectro polínico de la Turbera Río Negro[31] de Chiloé, 22 km al sur de Ancud, dominado por cojines de tundras de *Astelia pumila* y *Donatia fascicularis,* la conífera enana *Lepidothamnus fonckii,* herbáceas tales como las Gramíneas y Compuestas y fragmentos de bosques de *Nothofagus* y Coníferas, como lo sugiere la persistencia del polen de estos dos indicadores arbóreos durante el pleniglacial (Lámina XIX, 2-8). Este espectro sugiere que el paisaje vegetal pleniglacial del sector noroeste de la Isla de Chiloé, que no fue cubierto por hielos durante el máximo glacial[32] del Llanquihue tardío, era muy parecido al mosaico vegetal que conforman las actuales Campañas Magallánicas en las cimas de las Cordilleras de Piuchué, Sarao y Pelada.

Durante el Tardiglacial[33] (14,600 a 10,000 años AP.), numerosos registros procedentes de las mismas áreas geográficas bajas de Llanquihue y Chiloé documentan la desaparición de la vegetación de tundras subantárticas y la rápida colonización y expansión hacia el sur del bosque Norpatagónico-Subantártico con dosel cerrado, dominado por *Nothofagus*, Coníferas y Mirtáceas, siguiendo el colapso de los glaciares piedemontanos en la Región de Los Lagos (Denton *et al.* 1999).

Desde inicios del Holoceno (10 mil años AP.) el área ocupada por el elemento templado-frío de los bosques Nordpatagónicos-Subantárticos es colonizada por el elemento más calidófilo del bosque Valdiviano-Nordpatagónico, representado por taxa arbóreos tales como *Weinmannia trichosperma, Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*. Este espectro florístico indicador de clima relativamente cálido imperó durante el Holoceno temprano a medio (10,000 a 4,000 años AP.) y domina los diagramas polínicos de los sitios bajos, tanto en el sur y centro de la Isla de Chiloé, como en la Región de Los Lagos.

Integrando los antecedentes palinológicos discutidos, Villagrán (2001) propuso un modelo de la dinámica histórica de la vegetación de la Región Los Lagos del sur de Chile que se muestra en

[31] El diagrama de polen completo de la turbera Río Negro, con el detalle de los espectros polínicos de cada una de las muestras del lapso se encuentra en Villagrán (1988).

[32] El máximo glacial corresponde al tiempo o posición del avance mayor de glaciares dentro de una edad glacial. Para la Glaciación Llanquihue tardía, se ha documentado que las condiciones pleniglaciales persistieron entre 29,400 y 14,550 años AP., con avances mayores de glaciares fechados en 29,400; 26,760; 22,295 - 22,570 ; y 14,550-14,805 años radiocarbónicos AP. (Denton *et al.*. 1999).

[33] El Tardiglacial corresponde al tiempo de transición glacial-interglacial de la última terminación e involucró al menos dos etapas: la primera empezó a 14,600 AP. y la segunda entre 12,700 y 13,000 años AP. (Denton *et al.* 1999).

la Lámina XIX, 9. De acuerdo a este modelo, durante las edades glaciales, el elemento más higrófilo y resistente al frío de la vegetación del sur de Chile, como el que conforma las actuales comunidades de bosques dominados por Coníferas y las Tundras Magallánicas de las cimas de cerros costeros de la Región de Los Lagos, habría sobrevivido la última glaciación en los sitios bajos de la misma región, entre 40° y 42° S. Durante el Tardiglacial, en estas áreas bajas se habría expandido el elemento de bosque Nordpatagónico de dosel cerrado. El bosque Valdiviano, que ocupa actualmente estos sitios, habría arribado a la región desde inicios del Holoceno. Paralelamente, la colonización de las cimas de la Cordillera de la Costa por las comunidades modernas de Tundras Magallánicas y de bosques con Coníferas habría ocurrido durante el Tardiglacial, a la latitud de Chiloé, y durante el Holoceno temprano a medio, en Llanquihue.

Así, la presencia de ambas formaciones higrófilas aisladas en cimas montañosas sería la expresión moderna de los desplazamientos latitudinales hacia el sur, y ascensos altitudinales que habrían experimentado las formaciones templado-húmedas con la instauración del clima postglacial más cálido. Durante los períodos glaciales, estas formaciones vegetales habrían ocupado ámbitos más boreales y menores altitudes, tal como lo proponía Darwin para el Hemisferio Norte. Este último escenario habría sido posibilitado por el clima glacial lluvioso y frío, una consecuencia de las depresiones de las temperaturas glaciales y los cambios de la zona de influencia del cinturón de los vientos del oeste (Caviedes 1972, Heusser 1983, Villagrán 1988) y de la Diagonal Árida del continente (Abraham *et al.* 2000).

4. PALEODISTRIBUCIÓN DE LAS CONÍFERAS: CONCLUSIONES.

De acuerdo a las evidencias paleobotánicas entregadas, durante el Llanquihue medio de la última glaciación las poblaciones de Coníferas se habrían distribuido ampliamente en las zonas de baja altitud de la Región de Los Lagos, probablemente desde Valdivia al centro-sur de la Isla de Chiloé. A pesar de que hemos obtenido varias edades radiocarbónicas infinitas para los troncos subfósiles de Coníferas y sedimentos asociados, las edades finitas disponibles señalan el lapso entre 36,000 y 50,000 AP. como el más probable para el desarrollo óptimo de la comunidad con Coníferas. Este lapso corresponde en gran medida al estadio isotópico 3, es decir, a la transición del Llanquihue medio al tardío.

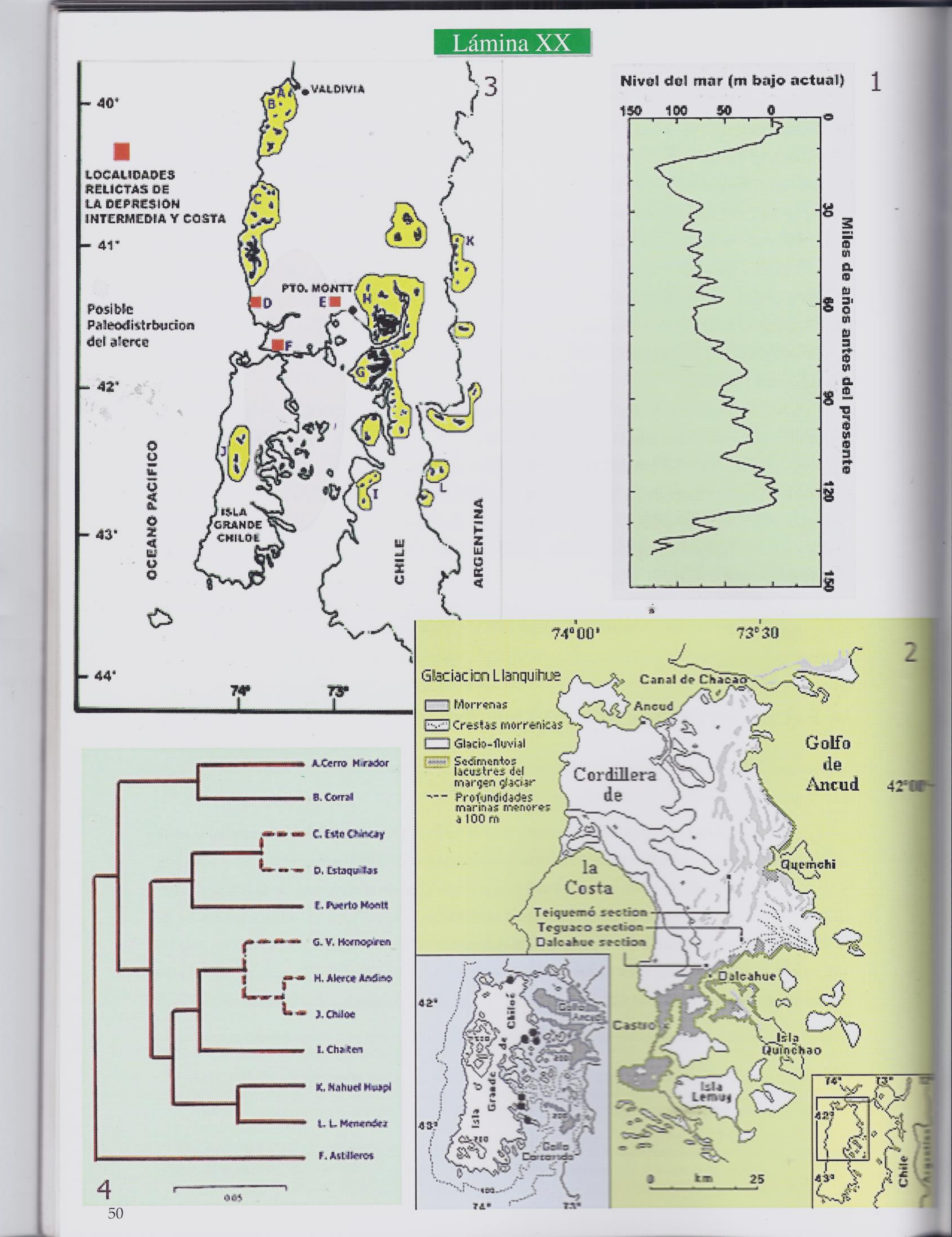


Lámina XX
3
VALDIVIA
40°
LOCALIDADES
RELICTAS DE
LA DEPRESION
INTERMEDIA Y COSTA
41°
PTO. MONTT
Posible
Paleodistrbucion
del alerce
42°
OCEANO PACIFICO
ISLA
GRANDE
CHILOE
43°
CHILE
ARGENTINA
44°
74°
73°
1
Nivel del mar (m bajo actual)
150
100
50
0
Miles de años antes del presente
30
60
90
120
150
2
74°00'
73°30
Glaciacion Llanquihue
Morrenas
Crestas morrenicas
Glacio-fluvial
Sedimentos lacustres del margen glaciar
Profundidades marinas menores a 100 m
Canal de Chacao
Ancud
Golfo de Ancud
42°00'
Cordillera de la Costa
Quemchi
Teiquemó section
Teguaco section
Dalcahue section
Dalcahue
Castro
Isla Quinchao
Isla Lemuy
0 km 25
Golfo Corcovado
Isla Grande de Chiloé
Chile
4
A. Cerro Mirador
B. Corral
C. Este Chincay
D. Estaquillas
E. Puerto Montt
G. V. Hornopiren
H. Alerce Andino
J. Chiloe
I. Chaiten
K. Nahuel Huapi
L. L. Menendez
F. Astilleros
0.05

Este período se caracteriza por varios episodios de retroceso glaciar, asociados a condiciones relativamente más cálidas (interestadiales). La curva de paleotemperaturas medias de verano en la Región de Los Lagos del sur de Chile, reconstruida sobre la base de las fluctuaciones polínicas de la turbera Taiquemó (Denton *et al.*, 1999), muestra durante el tramo medio de la glaciación Llanquihue tres episodios interestadiales con condiciones térmicas relativamente cálidas, fechados en torno a >49,000–57,000, 50,000->47,000 y 45,000-35,000 ^{14}C años AP.

Este marco temporal y escenario climático es consistente con nuestros fechados y con los resultados de los análisis dendroclimático y palinológico. Así, los registros polínicos presentados muestran el predominio de especies de bosque mixto de *Nothofagus* con Coníferas, en contraste con el paisaje dominado por vegetación herbácea de tundras imperante después de 30,000 años, en el pleniglacial (estadio isotópico 2). Por otra parte, los limos orgánicos y turbas asociadas a los troncos subfósiles indican un ambiente pantanoso, subaéreo, en alternancia con episodios lacustres, señalados estos últimos por las ritmitas asociadas a las secuencias. Es probable que gran parte del área hacia el este de la costa oriental de la Isla de Chiloé, ahora ocupada por un mar interior, fuese tierra emergida, con grandes lagos proglaciales. Este escenario es congruente con los notables descensos que experimentó el mar durante la última glaciación y ha sido ya postulado por Heusser & Flint (1977). En la Lámina XX, 1 se muestran las fluctuaciones del nivel del mar durante la última glaciación, observándose un gradual y sostenido descenso, asociado al incremento del volumen de hielo continental, seguido de la abrupta reversión de esta tendencia al término del último ciclo glacial (Denton *et al.* 1999). En la misma lámina (XX, 2) se muestran los depósitos glaciales y los sedimentos lacustres del margen glaciar, en el norte y centro de la Isla de Chiloé (Heusser 1990). En el recuadro de la izquierda se delimitan con contornos punteados las áreas con profundidades someras del mar (hasta 100 m) y se indican con círculos las posiciones de los depósitos de ritmitas lacustres asociadas a nuestros depósitos con troncos. De estos datos se puede inferir que gran parte del mar interior de Chiloé pudo estar emergido, existiendo posibilidades de conexión terrestre entre la Isla Grande y Chiloé Continental, a las latitudes de los Archipiélagos de Quinchao, Chaulinec y Desertores (ver Lámina IV, entre las latitudes 42° 30' y 42° 45'S). Nuestros registros de troncos fósiles son coherentes con esta geografía y abren la posibilidad de existencia de comunidades de bosques de Coníferas en un más amplio rango geográfico de la Región de Los Lagos.

Los datos que hemos recibido de los pescadores, sobre la existencia de planchones sumergidos a profundidades someras, con troncos y madera incluidas, en varios puntos del mar interior de Chiloé, Golfo de Compu y Seno de Reloncaví, son concordantes con este paleoescenario.

De lo expuesto se puede concluir que las poblaciones de Coníferas de la Depresión Intermedia y costa de la Región de Los Lagos de Chile constituyen remanentes ("relictos glaciales") de la más amplia distribución que tuvieron estas comunidades durante la última edad glacial. Los sedimentos y el espectro polínico de los sitios fosilíferos estudiados, con indicadores arboreos, palustres, acuáticos y de tundras, indican condiciones de hábitats pantanosos, análogas al mosaico de Alerzales, Cipresales, Tepuales, Turberas y Tundras Magallánicas que imperan actualmente en las cimas de la Cordillera de la Costa. En este mismo tipo de hábitats se desarrollan las poblaciones modernas de sitios bajos de ambas especies. El análisis de los anillos de árboles sugiere condiciones climáticas con analogías a las imperantes actualmente en estas cimas. Durante el máximo avance de los hielos, en el Llanquihue tardío, ambas especies habrían persistido en el área, cercanas a los lóbulos glaciares, desplazándose hacia el noroeste a medida que los glaciares ocupaban el sector sureste de su área. Así, la distribución fragmentada y discontinua que exhiben actualmente las poblaciones sería una consecuencia de sucesivos eventos de vicarianza y posterior colonización de sitios montañosos, determinados por el máximo avance de los hielos durante el máximo glacial de la Glaciación Llanquihue tardía, ascenso del nivel del mar durante el tardiglacial y postglacial y temperaturas cálidas del Holoceno temprano a medio.

4.1. Consecuencias biológicas.

Los antecedentes históricos documentan que la Cordillera de la Costa de Chile ha jugado un papel central en el mantenimiento de la diversidad biológica de las comunidades de los bosques templados-lluviosos del Cono Sur de América durante períodos de grandes cambios climáticos, como fueron las edades glaciales del Pleistoceno. En estos períodos las poblaciones de especies laurifolias asociadas al bosque templado-lluvioso tuvieron distribuciones más restringidas que las actuales, debido a los efectos físicos y climáticos ya descritos, y su sobrevivencia fue posible en pequeñas áreas de condiciones más favorables denominadas refugios. Así, durante los ciclos glaciales que duraron alrededor de 100,000 años, las poblaciones de muchas especies de Angiospermas de los bosques Valdiviano y Nordpatagónico quedaron fragmentadas en un número variable de zonas de refugio, y esta fragmentación habría tenido importantes consecuencias biológicas. Así, es esperable que muchas especies de la flora chilena sean heterogéneas, con zonas de mayor y menor diversidad genética (Villagrán & Armesto 2003).

Sin embargo, el componente higrófilo y más resistente al frío de los bosques templado-lluviosos, como las especies de *Nothofagus* y las Coníferas, tuvo la oportunidad de persistir e incluso expandir su distribución durante las etapas tempranas de la Glaciación Llanquihue, y de mantener su distribución más o menos continua durante el máximo de la glaciación, en las áreas aledañas a los lóbulos glaciares, como lo muestran los hallazgos paleobotánicos comentados y los numerosos antecedentes palinológicos disponibles para la Región de Los Lagos. En el caso del alerce, es importante notar que, en términos de variabilidad genética, esta herencia glacial se expresa en la mantención de una diversidad genética notable de todas sus poblaciones, pese a su distribución actual disjunta y fragmentada, en comparación con otras Coníferas, por ejemplo el Ciprés de las Guaitecas (Premoli *et al.* 2000), cuyo actual rango de distribución principal, al sur de 43° S, es el producto de recolonización de áreas que fueron totalmente glaciadas.

4.2. Evidencias genéticas.

Estudios recientes usando técnicas de genética molecular (RAPD[34]) (Allnutt *et al.*. 1999), y en algunos casos isoenzimas (Premoli *et al.*. 2000), han examinado los niveles de variabilidad genética dentro y entre poblaciones de especies leñosas de Coníferas que presentan distribuciones geográficamente restringidas en el sur de Sudamérica.

Las evidencias moleculares obtenidas para el alerce, son concordantes con los datos históricos presentados. Precisamente, una de las escasas poblaciones actuales de los sitios bajos postulados como relictos glaciales (población Astilleros) muestra la más alta divergencia genética (Allnutt *et al.*. 1999) en el dendrograma de la Lámina XX, 4. Las poblaciones actuales de las cimas de cerros de la Cordillera de la Costa, en el límite norte de la distribución del alerce (poblaciones de Valdivia y Corral), serían derivadas de estas poblaciones glaciales y presentan también alta diferenciación genética, probablemente una consecuencia de su aislamiento más temprano del resto de las poblaciones, debido a la discontinuidad geomorfológica de los cerros costeros. En el dendrograma, el siguiente nodo muestra la diferenciación genética de las poblaciones del litoral Pacífico (Estaquillas, Chincay y Puerto Montt), destacando

[34] RAPD, Random amplified polymorphic DNA, técnica molecular basada en la ampliación aleatoria de secuencias polimórficas (hipervariables) para detectar distancias evolutivas cortas.

la población Estaquillas como la de mayor variabilidad genética, de acuerdo a los niveles de isoenzimas (Premoli *et al.* 2000).

Posteriormente, probablemente en el Tardiglacial y Holoceno se habría producido el paulatino ascenso hacia las montañas de las poblaciones de alerce, como lo sugiere la agrupación de todas las poblaciones de los Andes chileno-argentinos en el dendrograma de la Lámina XX, 4. Este grupo de poblaciones muestran una amplia heterogeneidad genética (Allnutt *et al.*. 1999; Premoli *et al.*. 2000) y esto podría ser consecuencia del paulatino aislamiento de todas las poblaciones de alerce andino por la expansión del bosque laurifolio tipo Valdiviano durante el período cálido del Holoceno temprano a medio. El borde norte del área de distribución del alerce andino parece ser muy reciente, después de 3000 años (Holoceno Tardío), como lo muestran los diagramas polínicos del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales (Villagrán 1980), cercanos al límite andino-chileno norte de la especie. La misma tendencia es sugerida para las poblaciones andinas argentinas, las cuales exhiben un gradiente sur-norte decreciente de variabilidad genética (Premoli *et al.*. 2000).

4.3. Implicancias para la conservación de la biodiversidad.

Una consecuencia directa de los procesos históricos de vicarianza, fragmentación y expansión de rangos hacia nuevos hábitats que caracterizaron la dinámica de las Coníferas durante el último ciclo glacial incide directamente en la variabilidad y diferenciación genética de sus poblaciones. La conservación de poblaciones con alta variabilidad genética es importante para la conservación de las especies, ya que esta variabilidad tiene gran relevancia para mantener el potencial de las especies de responder a rápidos cambios climáticos (Premoli *et al.* 2000b). La variabilidad climática es una característica de los períodos interglaciales como el actual, en que fases frías-húmedas (Ej. Holoceno tardío) y más cálidas-secas (Ej. Holoceno temprano a medio) ocurren alternadamente y en períodos relativamente cortos. Este concepto es particularmente relevante para la conservación de la variabilidad genética de las Coníferas milenarias de nuestros bosques.

A este escenario de variabilidad climática interglacial hay que añadir la incertidumbre asociada a cambios acelerados en la cobertura del suelo y el clima inducidos antrópicamente. Así, la protección de las zonas de mayor diversidad biológica, tanto en números de especies como en variabilidad genética, adquiere una relevancia crítica. Las vicisitudes climáticas y desafíos evolutivos del futuro bajo la impronta humana impondrán fuertes y, posiblemente nuevas, presiones

selectivas a las especies de plantas y animales de los bosques nativos. Sobrevivencia y extinción son procesos permanentes en la historia de la vida. Cuántas especies sobrevivirán y cuantas se extinguirán depende en gran medida de nuestro esfuerzo para mantener hábitats en las zonas de mayor biodiversidad, donde las especies pueden mantener su capacidad evolutiva (Villagrán & Armesto 2003).

5. AGRADECIMIENTOS.

Los autores desean expresar su agradecimiento a José Boninsegna, Sergio Londero, Rafael Bottero y Alberto Ripalta, del Laboratorio de Dendrocronología del IANIGLA-CONICET, Argentina, con quienes realizamos las prospecciones del Archipiélago de Chiloé. Agradecemos muy especialmente a: Daniel Frassinetti, por la determinación de los Moluscos de Punta Pihuío. Mario Pino, Jorge Rabassa y Rafael Bottero, por la colaboración prestada en la descripción de las secuencias estratigráficas. Rodrigo Casanova, por las fotografías de Puntas Pihuío y Pirquén. Ana León, por la colaboración en el procesamiento y analisis de las muestras polínicas. Renato Cárdenas, por la generosa ayuda logística en las prospecciones de terreno. Mario Pino y Carlos Le-Quesne, de la Universidad Austral de Chile, con quienes se realizó la prospección de Isla Tenglo. A la Corporación Nacional Forestal de la Región de Los Lagos, especialmente a Pedro Bahamóndez, Director Regional, y Alicia Santamaría, por su constante estímulo. Al SERNAGEOMIN, de Puerto Varas, por facilitarnos una embarcación durante la prospección de Isla Tenglo. A Fondecyt (Proyecto 1000905), por el financiamiento de dos fechados radiocarbónicos y procesamiento de las muestras polínicas. Al Proyecto N° 7345-02 de National Geographic Society, por el financiamiento de parte de las prospecciones de terreno y fechados radiocarbónicos.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

Abraham de Vazquez, E.M., Garleff, K., Liebricht, H., Regairaz, A.C., Schäbitz, F., Squeo, F., Stingl, H. Veit, H. & Villagrán, C. Geomorphology and Paleoecology of the Arid Diagonal in Southern South America. *Sonderheft ZAG 1*: 55-61.

Allnutt, T.R.; Newton, A.C.; Lara, A.; Premoli, A.; Armesto, J.J.; Vergara, R.; Gardner, M. 1999. Genetic variation in *Fitzroya cupressoides* (alerce), a threatened South American conifer. *Molecular Ecology,* Vol.. 8, p.975-987.

Armesto, J.J., Villagrán, C., Aravena, J.C., Pérez, C., Smith-Ramírez, C., Cortés, M. & Hedin, L. 1995. Conifer Forests of the Chilean Coastal Range. En: “Ecology of the Southern Conifers” (N.J. Enright & R.S. Hill, Eds.).Melbourne University Press, pp.156-170.

Boninsegna, J.A. (1992). South American dendroclimatological records. *In* “Climate Since A.D. 1500” (R.S. Bradley and P.D. Jones, Eds.), pp. 446-462. Routledge, London and New York.

Bradley, R.S. 1985. Quaternary Paleoclimatology. Allen & Unwin, London, 472 pp.
Caviedes, C. 1972. Paleoclimatology of the Chilean litoral. *The Iowa Geographer Bulletin* 29: 8-14.
Darwin, Ch. 1859. The origin of species. Penguin Books. Oxford, UK, 477 pp.
Denton, G.H.; Heusser, C.J.; Lowell, T.V.; Moreno, P.I.; Andersen, B.G.; Heusser, L.E.; Schlüchter, C.; Marchant, D.R. 1999. Interhemispheric Linkage of Paleoclimate During the Last Glaciation. *Geografiska Annaler*, Vol.. 81 A, 2, p.107-153.
De Magistris, A.A. 2003. Anatomia de la corteza de las Cupressaceae nativas y cultivadas de la Argentina. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires. 305 pp.
Golte, W. 1973. Das südchilenische Seengebiet. *Bonner Geographische Abhandlungen* 47: 1-182.
Fraver, S., González, M.E. Silla, F. & Lara, A. 1999. Composition and structure of remnant *Fitzroya cupressoides* forests of southern Chile's Central Depression. *J. Torr. Bot. Soc.* 126: 49-57.
Muñoz, C. 1971. Chile: Plantas en extinción. Editorial Universitaria, Santiago, 248 pp.
Heusser, C.J. 1974. Vegetation and Climate of the Southern Chilean Lake District During and Since the Last Interglaciation. *Quaternary Research* ,Vol. 4, p. 290-315.
Heusser, C.J. 1976. Palynology and Depositional Environment of the Río Ignao Nonglacial Deposit, Province of Valdivia, Chile. *Quaternary Reserch*, Vol. 6, p. 27-279.
Heusser, C.J. 1981. Palynology of the Last Interglacial-Glacial Cycle in Midlatitudes of Southern Chile. *Quaternary Research*, Vol. 16, p. 293-321.
Heusser, C.J. 1990. Chilotan Piedmont Glacier in the southern Andes during the last glacial maximum. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 17 (1), p. 3-18
Heusser, C.J.; Flint, R.F. 1977. Quaternary glaciations and environments of northern Isla Chiloé, Chile. *Geology*,Vol. 5, p. 305-308.
Heusser, C.J.; Denton, G.H.; Hauser; A.; Andersen, B.; Lowell, T.V. 1995. Quaternary pollen records from the chilotan Archipelago in the context of glaciation and climate. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 22, p. 25-46.
Heusser, C.J.; Heusser, L.E. ; Lowell, T.V. 1999. Paleoecology of the Southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during middle-late Llanquihue Glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler*, Vol.81[a] (2), p. 231-284.
Hollin, J.T. & Schilling, D-H. 1981. Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps. In: "The Last Great Ice Sheets" (J.H. Denton & T.J. Hughes, Eds). Wiley, New York, 179-206.
Klohn, C. 1976. Beobachtungen über die Reste eins späteiszeitlichen Alercewaldes. *Zeitschrift für Naturfreunde und Wanderer* 1975-1976, p. 75-78.
Lara, A. & Villalba, R. 1993. A 3620-year temperature record from Fitzroya cupressoides tree rings in southern South America. *Science* 260: 1104-1106.

Nishida, M. 1975. The wood remains from the glacial morraines near Puerto Mont, Llanquihue. *Contributions from the Chiba University Botanical Expedition to the Andes* 7: 91-95.

Pérez, C., Armesto, J.J., & Ruthsatz, B. 1991. Descomposición de hojarasca, biomasa de raíces y características de los suelos de bosques mixtos de Coníferas y especies laurifolias en el Parque Nacional de Chiloé. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 479-490.

Premoli, A.C.; Kitzberger, T.; Veblen, T.T. 2000. Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer Fitzroya cupressoides. *Journal of Biogeography*, Vol. 27, p. 251-260.

Premoli, A.C.; Kitzberger, T.; Veblen, T.T. 2000b. Conservation genetics of the endangered conifer *Fitzroya cupressoides* in Chile and Argentina. *Conservation Genetics* 1: 57-66.

Roig, F.A. (1996). Dendroklimatologische Untersuchungen an *Fitzroya cupressoides* im Gebiet der Küstenkordillere und der Südlichen Andes. Ph.D. Dissertation, Basel University.

Roig, F.A.; Le-Quesne, C.; Boninsegna, J.A.; Briffa, K.R.; Lara, A.; Grudd, H.; Jones, P.D.; Villagrán, C. 2001. Climate variability 50,000 years ago in mid-latitude Chile as reconstructed from tree rings. *Nature*, Vol. 410, p. 567-570.

Ruthsatz, B. & Villagrán, C. 1991. Vegetation patterns and soil nutrients of a Magellanic moorland on the Cordillera de Piuchué, Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 461- 478.

Seibert, P. 1982. Carta de vegetación de la región de El Bolsón, Río Negro y su aplicación a la planificación del uso de la tierra. *Documenta Phytosociologica* 2, 120 pp.

Schmithüsen, J. 1960. Die Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden. *Vegetatio* 9 (14): 313-327.

Thomasson, K. 1963. Araucanian Lakes. *Acta Phytogeographica* 47: 1-139.

Veit, H. 1994. Estratigrafía de capas sedimentarias y suelos correspondientes en el centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 395-403.

Veit, H. & Garleff, K. 1995. Evolución del paisaje Cuaternario y los suelos en Chile central-sur. En: "Ecología de los bosques nativos de Chile" (Armesto, J.J.; Villagrán, C.; Kalin Arroyo, M.; editores), p. 29-48, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 470 pp.

Villagrán, C. 1980. Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Pérez Rosales Nationalpark (Chile). *Dissertationes Botanicae* 54: 1-165.

Villagrán, C. 1985. Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, Vol. 58, p. 57-69.

Villagrán, C. 1988. Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene: Palynologycal Evidence from Northern Isla de Chiloé, Chile. *Quaternary Research*, Vol. 30, p. 304-314.

Villagrán, C. 1998. Etnobotánica indígena de los bosques de Chile: sistema de clasificación de un recurso múltiple. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 245-268.

Villagrán, C. 2001. Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur: la hipótesis glacial de Darwin. *Revista Chilena de Historia Natural*, Vol. 74, p. 793-803.

Villagrán, C. 2002. Flora y vegetación del Parque Nacional Chiloé: Guía de excursión botánica a lo largo de la Cordillera de Piuchué. CONAF, Master Print Ltda., Puerto Montt, 50 pp.

Villagrán C., Varela, J., Fuenzalida, H., Veit, H. Armesto, J.J. & Aravena, J.C. 1993 Antecedentes geomorfológicos y vegetacionales para el análisis del Cuaternario de la Región de Los Lagos de Chile. En: "El Cuaternario de la Región de Los Lagos del sur de Chile" Guía de Excursión. (C. Villagrán, Ed.).Taller Internacional del Cuaternario de Chile. Imprenta B & B, Santiago, 123 pp.

Villagrán, C.; Moreno, P.; Villa, R. 1995. Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. En: "Ecología de los bosques nativos de Chile" (Armesto, J.J.; Villagrán, C.; Kalin Arroyo, M.; editores), p. 51-69, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 470 pp.

Villagrán, C.; Le-Quesne, C.; Aravena, J.C.; Jiménez, H. & Hinojosa, F. 1998. El rol de los cambios de clima del cuaternario en la distribución actual de la vegetación de Chile central-sur. *Bamberger Geographische Schriften* 15: 227-242.

Villagrán, C. & Armesto, J.J. 2003. Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile. En: "Historia, Biodiversidad y Ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile" (C.Smith-Ramírez, J.J. Armesto & C. Valdovinos, Eds.). Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Villagrán, C., León, A. & Roig, F.A. 2003. Paleodistribución del alerce (*Fitzroya cupressoides*) en la Región de Los Lagos de Chile. *Revista Geológica de Chile* (en proceso editorial).